ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XIV 1935 г. ВЫП. 2

ЗАКОНОМЕРНОСТИ МАССОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ

(Обзор литературы)

Н. И. Калабухов

Лаборатория экологии Института зоологии Московского государственного университета

1. ВВЕДЕНИЕ

Проблема массового размножения мышевидных грызунов издавна привлекала и привлекает в настоящее время внимание исследователей-зоологов, работников по защите растений, эпидемиологов—сталкивающихся с грызунами как передатчиками инфекционных заболеваний (чума, туляремия, содоку). Тем не менее до последнего времени изучение образа жизни, экологии и массового размножения грызунов ограничивалось отрывочными и случайными наблюдениями, не позволявшими установить основных закономерностей и причин массового размножения.

Лишь в течение последних двадцати лет появился ряд работ, освещавших некоторые вопросы экологии мышевидных грызунов и наметивших некоторые закономерности массового размножения.

Такого рода работы были проведены по обыкновенной полевке — Microtus arvalis Pall — Ригом и Кнохе (Rörig und Knoche, 1916), по общественной полевке — Chilotus socialis Pall.—Родионовым (1924), по лесной мыши — Apodemus sylvaticusl. — Эльтоном, Фордом и Бекером (Elton, Ford and Baker, 1931), по полевкам и мышам Украины Бельским, Пидопличкой (1930, 1932), Поповым (1932), Изотовым (1932), по темной полевке — Microtus agrestis — Бекером и Ренсоном (Baker and Ranson, 1932) и Ренсоном (1934) и по обыкновенной мыши—Mus musculus L. — Калабуховым и Раевским (1933, 1935). Наконец был собран большой материал по закономерностям течения эпизоотий среди грызунов Топли (Topley, 1926), и Уэбстером (Webster, 1923). Появились также сводные работы, являющиеся попыткой осветить динамику популяций мышевидных грызунов и стремящиеся объяснить механизм, вызывающий периодические колебания численности мышей и полевок— Эльтон (1924), Миддльтон (Middleton, 1930), Виноградов (1934), Свириденко (1934).

К сожалению в некоторых из этих сводных работ авторы, сопоставляя сроки колебания численности грызунов с изменениями климатических условий, не пытались использовать экспериментальные данные, собранные предыдущими исследователями, и тем самым не

подошли вплотную к изучению истинных причин, определяющих размножение и вымирание грызунов.

Все это заставило изложить в настоящей статье результаты ряда новых экспериментальных и полевых исследований, позволяющих наметить пути понимания явления „массового размножения".

При этом автор считал нецелесообразным излагать все данные по описанию массового размножения грызунов, сведенные в других работах (см. например сводки Виноградова, 1934, Свириденко, 1934), и приводит лишь данные последних экспериментальных исследований и наблюдений в природе, говорящие о причинах этого явления.

2. РАЗМНОЖЕНИЕ И СМЕРТНОСТЬ ГРЫЗУНОВ В ОПТИМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ

Чтобы понять механизм возникновения „массового размножения" грызунов, необходимо учесть, что увеличение или уменьшение числа животных обусловлено двумя независимыми процессами — размножением (в узком смысле этого слова) и смертностью (см. Калабухов и Раевский, 1933).

Чтобы изучить изменения в интенсивности размножения и в величине смертности и установить их зависимость от условий внешней среды, необходимо изучить размножение и смертность грызунов в оптимальных условиях их существования. Такого рода наблюдения произвели для целого ряда мышевидных грызунов: для Mus musculus Кремп (Crampe), для Microtus arvalis Рериг и Кнохе, для американской мыши — Peromyscus maniculatus — Шеффер (Schaeffer, 1924) и Семнер (Sumner, 1932) и для темной полевки — Microtus agrestis — Бекер и Ренсон (1932).

Эти исследования представляют большой интерес для понимания явления „массового размножения".

Эти исследования показали прежде всего, что в оптимальных условиях питания, температуры и т. д. грызуны размножаются беспрерывно.

Так например Рериг и Кнохе (1916), проводя опыты размножения полевок (Microtus arvalis) в неволе, создали условия, при которых удалось получать от них потомство в течение всего года.

Полевки содержались в клетках, застекленных с одной стороны и покрытых сверху металлической сеткой. В качестве подстилки служили торфяные пластины. Кормом служила спрессованная масса из крупы, свеклы и сахара. В этих условиях полевки размножались беспрерывно — в течение целого года. На таблице 1 сведены данные о родах у 43 самок-полевок, находившихся под наблюдением у авторов, — всего 201 случай родов.

Таблица 1

Сроки родов у полевок — Microtus arvalis по (Ригу и Кнохе)

Месяцы	I		III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Число родов	10	13	10	18	17	19	25	22	24	14	16	13
В % к общему колич.	5,0	6,4	5,0	8,9	8,4	9,4	12,4	10,9	11,4	6,9	7,9	6,4

Бекер и Ренсон (1932), поместив полевок (Microtus agrestis) в оптимальные условия температуры, влажности и освещения, также наблюдали роды в течение всего года. В табл. 2 приведены данные, собранные Бекером и Ренсоном, причем в первой графе таблицы даны цифры общего числа беременностей, часть из которых кончилась или поеданием детенышей в момент родов или резорбцией эмбрионов на поздних стадиях развития. Во второй графе таблицы даны сведения о числе родов, детеныши из которых были обнаружены при осмотре.

Таблица 2

Сроки беременности и родов по месяцам у темной полевки — Microtus agrestis. По Бекеру и Ренсону данные о полевках, получавших зеленый корм (контроль) и семена растений („зимний корм")

Месяцы	I	II	III	IV	V	VI	V	VIII	IX	X	XI	XII	Всего
Число беременностей	4	2	8	4	8	5	4	8	4	6	4	8	65
Число родов	4	2	7	4	3	4	3	3	4	6	2	5	47

Шеффер (1924) сделал чрезвычайно интересное наблюдение над американскими мышами — Peromyscus maniculatus. Коллекционируя зверков в условиях природы в течение целого года (1923), он установил, что в районе исследований, в штате Вашингтон, т. е. в условиях отсутствия суровой зимы, эти мыши размножаются в течение целого года. Данные Шеффера о вскрытии беременных самок приведены на табл. 3.

Таблица 3

Сроки нахождения беременных самок и процент беременных у Peromyscus maniculatus gambeli в условиях природы (по Шефферу)

Месяцы	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Общее число взрослых самок	10	—	9	17	48	12	11		13	—	3	27
Из них беременных	6	—	2	7	8	7	3	4	6	–	2	3
Процент беременности	60	—	22	41	16,5	58	27	44	46	—	66	11

Эта беспрерывность размножения половозрелых самок, раннее наступление половой зрелости у молодых грызунов — на 60—70-й день у мышей, на 50—70-й день для Peromyscus (Семнер), на 70—100-й день для Microtus arvalis (Рериг и Кнохе)—и короткий период беременности— 19—21 день для Mus musculus (Килер — Keeler), 22 дня для Peromyscus (Семнер), 17—19 дней для Microtus arvalis (Рериг и Кнохе) — создают условия, при которых каждая самка за свою сравнительно короткую жизнь рождает несколько раз.

Так например у 48 самок Microtus arvalis, находившихся под наблюдением у Рерига и Кнохе с момента первых родов до конца своей жизни, число родов распределялось следующим образом.

Таблица 4

Число родов у 48 самок Microtus arvalis

Порядок родов	Из общего числа самок рожали	
	абсолютное число	в %
1	48	100
2	40	83
3	31	64
4	24	50
5	18	38
6	16	33
7	12	25
8	10	21
9	8	17
10	6	12
11	5	10
12	4	8
13	1	2

Подобного же рода данные были собраны Кингом (King) по отношению к серой крысе — Rattus norvegicus — в его опытах над 88 самками, жившими в неволе с момента рождения до конца своей жизни. Роды распределялись следующим образом.

Таблица 5

Число родов у 88 самок — Rattus norvegiais Erxleb (по Кингу, 1923)

Порядок родов	Из общего числа самок рожали	
	абсолютное число	в %
1	88	100
2	84	94,6
3	63	71,6
4	39	44,3
5	20	22,4
6	10	11,2
7	5	5,6

Итак, мы убедились, что при оптимальных условиях существования грызунов их способность к размножению чрезвычайно велика. Большое значение для осуществления этой способности имеет продолжительность жизни этих грызунов, так как чем дольше выживают самки, тем больше вероятность их размножения. Имеется ряд данных, говорящих о том, что в оптимальных условиях мышевидные грызуны могут выживать несколько лет.

Так например из 43 самок Microtus arvalis, находившихся под наблюдением у Рерига и Кнохе со дня рождения до смерти, продолжительность жизни распределялась следующим образом (рис. 1).

В опыте Семнера (1922), взявшего под наблюдение 10 новорожденных Peromyscus maniculatus, продолжительность жизни мышей была следующей.

Таблица 6

Продолжительность жизни Peromyscus maniculatus в условиях неволи (по Семнер, 1922)

Продолжительность жизни в годах	Число мышей, доживших до этого возраста	Примечание
До 2 лет	10	Две мыши погибли от случайных причин в возрасте около 2 лет
„ 3 „	8	
„ 4 „	5	
„ 5 „	2	
„ 5 „ 8 мес. . .	1	

Сочетание всех этих моментов, определяющих интенсивность размножения (срок наступления половой зрелости, продолжительность периода беременности, промежуток между родами) с большим числом рождаемых детенышей: от 2 до 9 (в среднем 6) у Mus musculus, от 3 до 9 (в среднем 5) у Peromyscus (по Шефферу), от 1 до 10 (в среднем 4—5) у Microtus arvalis (по Ригу и Кнохе), от 1 до 6 (в среднем 4) у Microtus agrestis (по Бекеру и Ренсону) и от 3 до 9 у Chilotus socialis (по Родионову), в соединении с большой выживаемостью грызунов в оптимальных условиях приводит к тому, что многие самки рожают за свою жизнь до 2 — 3 десятков детенышей. Так например для 43 самок Microtus arvalis, бывших под наблюдением Рерига и Кнохе с момента первых родов до конца их жизни, число рожденных детенышей распределялось следующим образом.

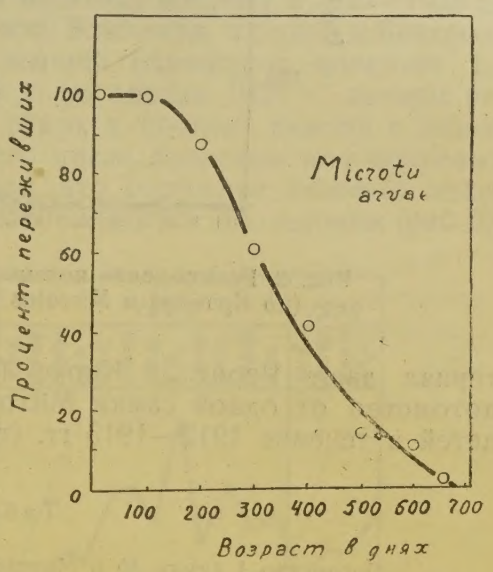


Рис. 1. Продолжительность жизни полевых (Microtus arvalis Pall) в условиях неволи (по Ригу и Кнохе)

Таблица 7

Число детенышей, родившихся от одной самки Microtus arvalis за период жизни

Число детенышей	Число самок (абсолютное)	Число самок (в % к общ. колич.)
1— 5	7	16,2
6—10	9	20,9
11—20	15	34,8
21—30	4	9,3
31—40	3	6,9
41—52	5	11,6
Всего	43	100,0

Все эти данные говорят о том, что если бы грызуны всегда находились в оптимальных условиях их существования, беспрерывное их размножение привело бы к быстрому росту их числа в его геометрической прогрессии за короткий срок. Данные Кремпа по домовой мыши — Mus musculus — и Рерига и Кнохе по Microtus arvalis показывают нам, как идет увеличение числа грызунов в оптимальных условиях их существования (рис. 2). Особенно ценный и интересный ма-

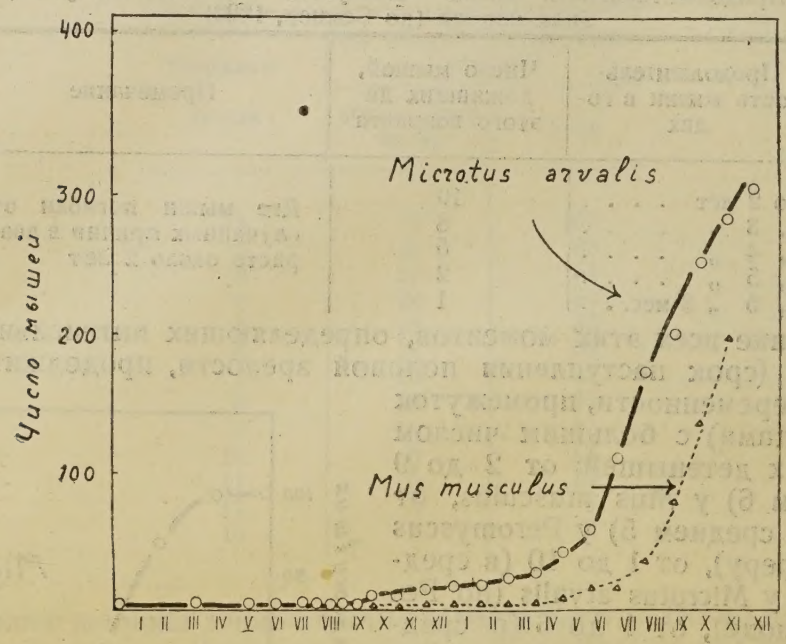


Рис. 2. Размножение потомства одной самки Mus musculus (по Крэмпу) и Microtus arvalis (по Ригу и Кнохе)

териал дают Рериг и Кнохе (1916), которые получили внучатое потомство от одной самки Microtus arvalis (№ 6), размножая ее и ее детей в течение 1912—1913 гг. (табл. 8 и рис. 2).

Таблица 8.

Потомство 1 самки № 6 Microtus arvalis Pall (с IX. 1912 по X. 1913)

Месяцы	IX	X	XI	XII	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Число рождающихся	4	—	8	3	—	5	4	15	18	51	62	29	54	29
Общее число полевок	5	5	13	16	16	21	25	40	58	109	171	200	254	283

Таким образом было установлено, что мышевидным грызунам в оптимальных условиях их существования всегда свойственно именно беспрерывное массовое размножение.

Все эти виды в оптимальных условиях осуществляют геометрическую прогрессию размножения. И если это не происходит в природных условиях, то следовательно этому препятствуют какие-то внешние причины, какие-то факторы сопротивления внешней среды. И только в периоды массового размножения эти неблагоприятные условия частично или полностью снимаются, и тем самым обеспечи-

вается возможность грызунам проявить свой биотический потенциал. Этот взгляд по отношению к мышевидным грызунам уже высказали ранее некоторые авторы: Кашкаров (1933), Свириденко (1934).

Исходя из этого, следовало, чтобы установить причины, влияющие на размножение грызунов, прежде всего изучить все те внешние условия, которые обычно удерживают численность грызунов на низком уровне.

3. СЕЗОННЫЙ РИТМ РАЗМНОЖЕНИЯ ГРЫЗУНОВ В ПРИРОДЕ

Материал, изложенный выше, позволяет утверждать, что мышевидные грызуны в оптимальных условиях в неволе могут размножаться беспрерывно в течение всех сезонов года. В природных условиях целый ряд климатических и экологических факторов подавляет размножение грызунов в определенные сезоны года. Кроме данных о ясно выраженной сезонности в размножении таких видов грызунов, как суслики, сурки, тушканчики и хомяки, впадающих зимой в спячку, имеется ряд детальных наблюдений, говорящих о том, что и мышевидные грызуны не размножаются зимой.

Наиболее полные данные собраны по этому вопросу в 1925—1928 гг. в окрестностях Оксфорда (Bagley-Wood, Эльтоном, Фордом и Бекером, 1931). Регулярно исследуя лесных мышей (Apodemus sylvaticus L.) в течение периода с сентября 1925 г. по апрель 1928 г., авторы регистрировали процент беременных самок и процент самцов с развитыми половыми железами из общего числа взрослых половозрелых животных. Эти исследования показали, что состояние половых желез самцов и число беременных самок резко меняется по сезонам (рис. 3).

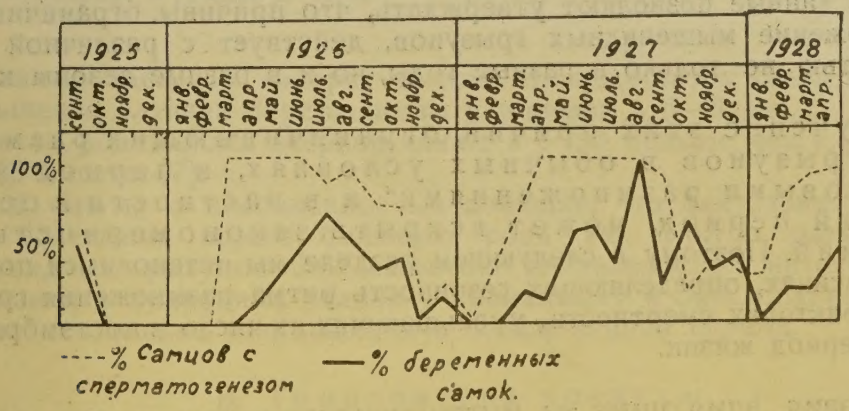


Рис. 3. Изменение интенсивности размножения лесных мышей Apodemus sylvaticus L. по сезонам (по Эльтону, Форду и Бекеру)

В ноябре — феврале процент беременных самок и число самцов с развитыми гонадами падает до нуля, с марта наблюдается резкое увеличение числа самцов с развитыми половыми железами, вслед за этим резко увеличивается число беременных самок, достигая 60—90% от общего числа к августу. Затем наступает период угасания половых желез самцов, вслед за чем падает процент беременных самок.

Собранные этими исследователями данные подтверждаются наблюдениями, сделанными над другими видами мышевидных грызунов. Так например по Родионову (1924) число беременных самок у общественной полевки — Chilotus socialis Pall.—в условиях Закавказья изменялось по месяцам следующим образом:

Таблица 9

Число беременных самок Chilotus socialis Pall. в 1915 г.

Период	16—27.I	7—27.II	1—17.III	25.III—3.IV
Число исследованных самок . . .	528	136	52	96
Число беременных	2	16	14	59
Процент беременных	0,30	11,7	26,8	61,4

Во время исследований по экологии курганчиковой мыши (Mus musculus hortulanus Nordm.), проводившихся зимой 1932/33 г. в Благодарненском районе Северокавказского края, также было установлено, что эти грызуны не размножались зимой, и только с конца января начали встречаться беременные самки (Калабухов и Раевский, 1933, 1935а).

Таблица 10

Число беременных самок Mus musculus зимой 1932/33 г.

Период исследований	20.XII—19.I	20.I—24.I	25—31.I	1—5.II
Число исследованных самок .	835	305	105	89
Процент беременных	0,0	0,3	2,0	7,8

Эти данные позволяют утверждать, что причины, ограничивающие размножение мышевидных грызунов, действует с различной интенсивностью не только в разные годы, но и в разные сезоны каждого года.

Изучение этих причин, ограничивающих размножение грызунов в обычных условиях, в период между „массовыми размножениями“ и в частности в осенне-зимний период, может вскрыть закономерность этих явлений. Поэтому в следующем разделе мы остановимся подробно на причинах, определяющих сезонность ритма размножения грызунов и на факторах смертности, уменьшающих их число в постэмбриональный период жизни.

4. УСЛОВИЯ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ИНТЕНСИВНОСТЬ РАЗМНОЖЕНИЯ ГРЫЗУНОВ

Изучение причин, определяющих сезонность ритма размножения грызунов в природе, было начато работами Бекера и Ренсона (1932). Эти авторы произвели целый ряд опытов с темной полевкой — Microtus agrestis, выясняя значение ряда условий внешней среды для размножения полевок. Прежде всего они обратили внимание на длительность освещения.

А. Свет

Исходя из факта резкого изменения интенсивности и длительности освещения и учитывая, что по данным ряда исследователей, как например Бизонета (Bisonette, 1932), свет является фактором, влияющим на продукцию половых желез у птиц и у млекопитающих, авторы

провели серию опытов с полевками, содержавшимися в течение целого года при температуре воздуха выше +10° (средняя температура за год +18,7°), при высокой влажности (от 68 до 87% относительной влажности), но при различных условиях освещения. Контрольные мыши освещались электрическим светом ежедневно в течение 15 часов, подопытные — в течение 9 часов (лампой в 60 w, помещенной на расстоянии 3 футов от клеток).

В течение всего периода опытов полевки получали зеленый корм. Летом им давали дикие злаки, зимой их кормили растениями, посаженными в теплице (Poa annua, Poa trivialis, Lolium perenne и Cynosurus), а также латуком, клевером и другими зелеными растениями.

В течение периода опытов некоторые животные заменялись другими или выбывали из опыта вследствие их смерти или болезни. Таким образом в условиях контроля содержалось в среднем 7,5 самки в течение всего года и в условиях зимнего освещения — в среднем 7,8 самки. Всего через опытную группу прошло 60 полевок и через контроль 65 полевок. Данные о их размножении даны в табл. 11.

Таблица 11

Размножение полевок (Microtus agrestis) в разных условиях освещения

Группы опыта	Общее число случаев беременности	Число случаев беременности, окончившихся родами	Число родившихся детенышей
Освещение в течение 9 часов	4		8
Освещение в течение 15 часов	24	1	47

Данные табл. 14 говорят о том, что недостаток света вызывает уменьшение случаев беременности у полевок в 5—6 раз.

Число родившихся зверков также в 6 раз меньше, чем у контрольных (8 вместо 47).

Эти опыты с несомненностью доказали, что длительность суточного освещения играет большую роль как фактор размножения мышевидных грызунов. Это изменение длительности и интенсивности освещения в природных условиях повидимому и обусловливает столь резкое подавление размножения в осенне-зимний период.

В. Температура воздуха

Вторым условием, которое могло бы влиять подавляющим образом на размножение грызунов в зимние месяцы, является низкая температура. Бекер и Ренсон (1932,b) излагают данные опытов, поставленных с целью выяснить этот вопрос. Полевки — Microtus agrestis — содержались в тех же условиях, что и в опытах с освещением, с той разницей, что в опыте и контроле была одинакова длительность освещения (15 часов ежедневно), но отличались температурные условия. Контрольные грызуны находились при температуре воздуха выше +10°, подопытные — при температуре от +2,2° до +6,6°; лишь в сентябре температура воздуха в клетках с подопытными животными подымалась до +10,3°. Результаты опытов приведены в табл. 12.

* Часть случаев беременности окончилась или поеданием детенышей в момент родов или резорбцией эмбрионов на последних стадиях.

Таблица 12

Размножение полевок при разной температуре воздуха

Группы опыта	Общее число случаев беременности	Число беременностей, окончившихся родами	Число родившихся детенышей	Число беременностей, окончившихся резорбцией эмбрионов или поеданием детенышей
„Зимняя группа“	4	3	12	1
Контроль	15	11	38	4

В среднем в течение года в опыте прошли при зимних условиях 8,4 полевки и 7,5 в контроле (всего же в опытах с низкой температурой прошло 36 полевок). Несмотря на то, что среднее число полевок, содержавшихся при „зимней“ температуре несколько больше, чем в контроле, число беременностей у контроля почти в 4 раза больше, чем у подопытных, а число родившихся детенышей выше, чем у контроля, более чем в 3 раза.

Эти две серии опытов Бекера и Ренсон (1932) показали, что недостаток света и низкая температура, действуя в отдельности, могут определять прекращение размножения грызунов в зимние месяцы. Совершенно ясно, что комбинация этих двух факторов, имеющая место в природе в осенне-зимний период, полностью приостанавливает этот процесс. Тем не менее Бекер и Ренсон (1932,b) произвели еще одно исследование, поставив опыты по изучению роли состава пищи для интенсивности размножения грызунов.

С. Пища

Исходя из данных, собранных при изучении ватамина Е, следовало ожидать, что различие в составе пищи грызунов по сезонам может отразиться на интенсивности их размножения. Бекер и Ренсон (1932,b) провели опыты с полевками, которые находились в оптимальных условиях освещения (15 часов ежедневно) и при температуре выше +10°, часть из которых получала зеленый корм в изобилии (см. выше) в течение всего года (контроль), в то время как подопытные грызуны получали ежедневно лишь по 1,5 зеленого корма и питались сеном и сухими семенами диких злаков и сорняков.

В среднем в течение года в опытах с „зимним“ кормом прошло 6,0 самок и в контроле — 7,5 (всего же через опыты с зимним кормом прошла 51 самка). Полученные данные приведены в табл. 13.

Таблица 13

Размножение полевок (Microtus agrestis) при разных условиях питания

Группы опыта	Число случаев беременности	Число беременностей, окончившихся родами	Число родившихся детенышей	Число беременностей, окончившихся резорбцией эмбрионов или поеданием детенышей
„Зимний“ корм (семена сорняков)	42	31	117	8
Контроль (зеленый корм) . .	24	14	47	10

Эти опыты дали неожиданный результат: несмотря на то, что среднее число полевок, питавшихся „зимним“ кормом, было несколько меньше, чем в контроле (6 вместо 7,5), они дали в два раза большее число беременностей и родили в 2,5 раза большее число детенышей (117 вместо 47). Эти опыты показали, что зеленый корм, которым питались контрольные полевки, был неполноценен для процесса размножения грызунов и что, наоборот, семена сорняков и диких злаков имеют большое значение как пища, содержащая вещества, стимулирующие размножение. Повидимому этот стимулирующий эфект связан с действием витамина Е, широко распространенного в семенах растеней.

Эти опыты Бекера и Ренсона (1932,b) поставили важный вопрос о роли кормов как стимуляторов размножения грызунов в природе. Эти опыты показали, что „зимние“ корма вполне полноценны для процесса размножения и не за их счет повидимому следует относить обычное подавление размножения в осенне-зимний период. Эти опыты поставили также вопрос о роли количества зимнего корма как фактора, который может иногда регулировать разможение. Без сомнения в периоды неурожая семян сорняков и диких растений, служащих кормом грызунам в зимний период, или при несоответствии между большим числом грызунов и обычными запасами корма возможно также подавляющее влияние отсутствия корма на функцию размножения.

Обычно этот случай мало вероятен, и в зимних условиях в первую очередь действует низкая температура и недостаточность освещения.

Таковы экспериментальные данные о действии внешних условий на процесс размножения (в узком смысле этого слова) мышевидных грызунов.

Уже этот материал говорит нам о том, что в обыкновенных условиях ежегодно (в зимний период) факторы сопротивления среды резко противодействуют росту численности грызунов, приостанавливая на определенный срок процесс размножения.

Но кроме этих внешних условий, препятствующих нормальному размножению грызунов, и осуществлению биотического потенциала вида, грызуны подвергаются воздействию ряда неблагоприятных причин, увеличивающих их смертность, т. е. уничтожающих их в постэмбриональный период жизни. Роль этих факторов, их интесивность и частота действия также меняются по сезонам и в связи с целым рядом экологических условий, вследствие чего меняется численность и самих грызунов.

Ознакомление с этими внешними причинами, действующими путем непосредственного уничтожения грызунов, вызывающими их смертность, посвящен следующий раздел этой статьи.

5. УСЛОВИЯ, ВЛИЯЮЩИЕ НА СМЕРТНОСТЬ ГРЫЗУНОВ

Излагая данные по продолжительности жизни грызунов в оптимальных условиях, мы пришли к выводу о том, что в условиях неволи большинство животных доживает до глубокой старости. Совершенно по-иному идет отмирание грызунов в условиях природы; целый ряд неблагоприятных условий, целый ряд причин резко уменьшает численность грызунов в обычных условиях их существования. В связи с этим мы никогда не наблюдаем доживания большинства родившихся животных до возраста их „естественной“ смерти.

Иллюстрацией этой закономерности могут служить некоторые данные, собранные по мышевидным грызунам, а также некоторые данные по другим видам млекопитающих.

Эльтон, Форд и Бекер (1931) в своей работе приводят данные о колебании численности лесных мышей в Bagley-Wood по сезонам, в течение всего периода исследования с сентября 1925 г. по август 1928 г. Хотя эти данные собраны на основании количественного учета ловушками (метод ловушко-ночей), который дает лишь относительные цифры о встречаемости того или иного вида грызуна и требует ряда поправок на степень активности мышей в различные сезоны года, все же этот прием позволяет учитывать относительную величину плотности населения грызунов. Данные, собранные авторами, сведены в рис. 4 и говорят нам о быстром уменьшение числа мышей в период прекращения размножения (т. е. зимой).

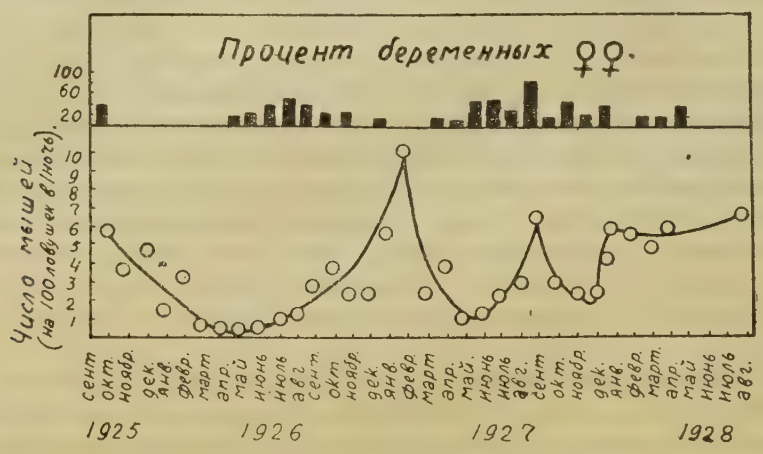


Рис. 4. Изменение числа лесных мышей—Apodemus sylvaticus L. по сезонам (по Эльтону, Форду и Бекеру)

Подобного же рода данные об изменении численности грызунов в зимний период, после прекращения размножения, собраны для Mus musculus hortulanus в 1932/33 г. в условиях Петровского района Северокавказского края Калабуховым и Раевским (1933, 1935а).

Эти авторы производили учет общего числа мышей в 4 группах скирдов мякины, близ с. Камбулат Петровского района. Для этой цели через 10—15 дней все скирды перекладывались рабочими, собранные мыши подсчитывались (часть из них кольцевалась для опытов по изучению их передвижения) и выпускались в скирды снова. Данные, полученные для всех 4 участков, приведены в табл. 14 и на рис. 5.

Таблица 14

Изменение числа мышей (Mus musculus L.) в скирдах за период с 28.XII.1932 по 7.II.1933

Дата	28—31.XII 1932	9—10.I 1933	21—22.I 1933	7.II.1933
Число мышей (абсолютное) . . .	2 473	1 212	87	19
Число мышей (в %)	100,0	49,0	3,5	0,8
Число мышей на 1 кубометр мякины	71,0	28,5	2,5	0,5

Сопоставив данные этой таблицы со сведениями о числе беременных самок в декабре—феврале 1932/33 г. в этих же местах (табл. 10),

мы можем убедиться в том, что прекращение размножения сейчас же вызвало резкое уменьшение числа грызунов. Эти данные, так же как и материал Эльтона, Форда и Бекера (1931), говорят нам со всей очевидностью, как обычная смертность грызунов в условиях природы настолько велика, что поддержание численности популяции на одном уровне или лишь медленное уменьшение числа грызунов возможно лишь при их интенсивном размножении.

Какова же величина смертности грызунов в условиях природы по сравнению с оптимальными условиями их существования и какие причины вызывают эту смертность?

К сожалению до сих пор нет точных данных о продолжительности жизни в природе и о возрастном составе популяций мышевидных грызунов. Работа такого рода должна быть поставлена одной из очередных задач для исследования. Для характеристики этого вопроса нам придется привести данные о продолжительности жизни в природе некоторых других грызунов.

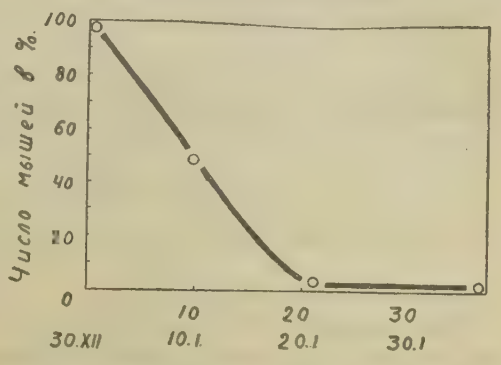


Рис. 5. Изменение числа мышей Mus musculus в зимний период (по Калабухову и Раевскому)

Калабухов и Раевский (1935 в печати) изучили продолжительность жизни в природе в условиях Азовочерноморского края сусликов — Citellus pygmaeus Pall. — степных грызунов, без сомнения резко отличающихся по своему образу жизни от мышевидных грызунов, но подвергающихся целому ряду неблагоприятных воздействий того же порядка, что и мыши и полевки (хищники, эпизоотии).

Авторы собрали данные по продолжительности жизни сусликов при кольцевании. Так например на одном из участков (Чигарта), где в 1930 г. было произведенно кольцевание 1763 суликов из числа родившихся в данном сезоне, во время учета, произведенного весной 1931 и 1932 г. было установлено следующее соотношение возрастных групп.

На 1000 выловленных сусликов (без колец и с кольцами) приходилось окольцованных:

В возрасте 1 года—40,7 сусликов
„ „ 2 лет—20,9 „

Предположим, что Citellus pygmaeus живет в природе до 2 лет (хотя единичные экземпляры окольцованных в 1930 г. половозрелых сусликов, ловились нами в 1932 г., т. е. в возрасте 3 лет и выше) и рассчитаем возрастной состав популяции половозрелых животных.

Состав популяции половозрелых может быть представлен следующей формулой:

А—однолеток+В двухлеток+С трехлеток+Д четырехлеток и т. д.

Так как число половозрелых суслико всоставляло обычно в среднем 24% от общего числа сусликов, возрастной состав популяции Citellus pygmaeus Pall. в период размножения и появления молодых на поверхность земли представляется следующим образом.

Таблица 15

Возрастной состав популяции Citellus pygmaeus Pall.

Возрастная группа	В процентах
Родившихся в данном сезоне	76,0
В возрасте 1 года 40,7 из 61,6 (61,6=24%)	15,4
„ 2 лет 20,9 из 61,6 (61,6=24%)	8,6

На основании этих данных возможно было подсчитать величину продолжительности жизни и процент смертности грызунов по годам, беря в этом случае за 100% уже не всю популяцию, а только новорожденных, т. е. 76% от общего числа (табл. 16 и рис. 6).

Таблица 16

Продолжительность жизни и смертность Citellus pygmaeus Pall. в условиях природы по годам

Рождается ежегодно 100% (76% от общего числа)	
Выживает до 1 года	20.2% (15,4 от 76)
„ „ 2 лет	11,0% (8,6 от 76)

Эти данные говорят о том, что уже в течение первого года жизни гибнет не менее чем 79,8% новорожденных сусликов. Без сомнения, эта гибель грызунов не определяется их естественной смертностью от старости; факт доживания одиночных животных до возраста более 3 лет говорит об этом со всей очевидностью. Кроме того содержание в неволе сусликов для разного рода опытов, проведенных автором в 1925—1932 гг., показало, что большинство молодых сусликов выживает в неволе до 2 и 3 лет, если они не гибнут от случайных причин.

Если учесть, что наш расчет не включал в состав половозрелых сусликов 3-леток и более старых грызунов, следует, что процент выживания несколько преувеличен для одно—двухлеток, и истинная смертность молодняка будет еще выше[1].

К аналогичным выводам пришел Н. П. Наумов (1934), изучая возрастной состав стада белки грызуна, подвергающегося также в условиях природы воздействию ряда причин, резко увеличивающих его смертность. Он установил, что в течение первого года жизни гибнет от 75 до 80% общего числа родившихся в предыдущем году зверков, хотя физиологическая продолжительность жизни белки достигает до 8—9 и более лет.

В последнее время Ю. М. Ралль (1934, 1935) на основании массового кольцевания песчанок (Gerbillus) в песках Заволжья пришел к выводу о том, что популяция этих грызунов почти полностью вымирает и обновляется в течение одного года.

Все эти данные говорят о том, что в естественной обстановке целый ряд причин резко уменьшает численность грызунов, причем особенно велика смертность среди молодых зверков. И этим большим „отходом“ объясняется и сравнительно небольшое число грызунов в обычные годы, между периодами „массового размножения“.

Каковы же причины, вызывающие столь большую смертность среди этих животных? Многие исследователи отмечали большую роль ряда причин, определяющих гибель грызунов: роль неблагоприятных климатических факторов (например Свириденко, 1934), хищных птиц (Пидопличка, 1930) и млекопитающих (Зверев, 1931), и наконец роль эпизоотий (Эльтон, 1931).

Но точных количественных данных о роли всех этих факторов до настоящего времени очень мало. Приведем этот небольшой материал.

---

[1]) Расчеты, изложенные в моей статье по этому вопросу, напечатанные в 1933 г.; они отличаются от данных; приведенных выше вследствие допущенной методической ошибки. Выражаю свою благодарность Н. П. Наумову и Л. М. Цецевинскому за указание на эту ошибку.

А. Роль неблагоприятных климатических условий

Как это было уже отмеченно, никто не изучал продолжительности жизни и смертности мышевидных грызунов в различных условиях температуры, влажности, ветра и освещения, но есть ряд отрывочных наблюдений, позволяющий сделать некоторые выводы о их роли в жизни грызунов.

1. Хорошо известно, что длительное пребывание грызунов под ярким солнцем убивает их вследствие перегревания организма (Microtus arvalis — Николаевский, 1918; Chilotus socialis — Родионов, 1924; Microtus arvalis, Lagurus — Стрельников, 1933).

2. Избыток влажности, осадки, смачивание шерсти грызунов вызывает быструю смерть вследствие охлаждения и потери тепла (Microtus arvalis и Lagurus — Стрельников, 1933).

3. Температура ниже 0°, особенно при сильном ветре, вызывает смерть грызунов через несколько десятков минут (Mus musculus — Калабухов и Раевский, 1933; Microtus arvalis и Lagurus — Стрельников, 1933).

Эти выводы послужили поводом для ряда исследователей (Россиков, 1915, Оболенский, 1926, Свириденко, 1934) утверждать, что климатические условия играют большую роль как факторы, уничтожающие мышевидных грызунов в периоды их массового размножения. Пока нет точных доказательств того, что в обычных условиях в период между массовыми размножениями неблагоприятные климатические условия вызывают большую смертность грызунов и тем самым задерживают рост их популяции.

В самом деле, рассмотрим, велика ли вероятность воздействия этих неблагоприятных условий на организм грызунов.

Солнечный свет весьма редко убивает мышевидных грызунов в естественных условиях. Большинство их, в частности мыши, ведут ясно выраженный точный образ жизни. Специальные исследования Джонсон по суточной активности Peromyscus Джонсон (Johnson M., 1926), Apodemus sylvaticus Эльтона, Форда и Бекера (1931) показали, что эти грызуны не появляются из нор в течение целого дня. Полевки не имеют такого определенного ритма и бывают активны также и днем [см. наблюдения в природных условиях для Microtus arvalis. Николаевского, 1918, для Chilotus socialis — Родионова, 1934 и изучение активности в экспериментальных условиях для Microtus hirtus и M. agrestis Девиса (Davis), 1934]. Но имеющиеся данные говорят о том, что и при появлении полевок днем их гибель от действия солнечной радиации весьма маловероятна прежде всего потому, что полевки появляются обычно в утренние и вечерние часы. Так например по Николаевскому (1918) Microtus arvalis наблюдались на поверхности земли:

в мае — июне	утром,	до	11—12	час.,	вечером,	после 15—16 час.
в июле	„	„	9—10	„	„	„ 16—17 „

По Девису (1934) в дневные часы полевки Microtus hirtus и M. agrestis были наиболее деятельны после 15—16 часов и ночью, но были малоподвижны в период между 10—14 часами.

Тем более маловероятна гибель полевок от солнца вследствие того, что они обычно держатся среди растительности, закрывающей их от прямых лучей солнца, и в связи с тем, что продолжительность пребывания полевок на поверхности земли обычно кратковременна. Наблюдения, проведенные студентами-зоологами (Кучерук В. Н., Дунаевой Т. Н. и Соколовым М. П.) при изучении экологии Microtus arvalis в Московской области в 1934 г., показали, что полевки проводят на поверхности земли на прямом солнечном свету и при высокой

температуре воздуха короткое время. Так например 6 сентября, с 8 ч. 25 м. до 9 ч. 25 м. при температуре воздуха от +23° до +26° на участке радиусом около 200 м наблюдалось 45 полевок, причем лишь одна из них пробыла на поверхности земли 4 минуты, две — по 3 минуты и две—1,5—2 минуты. С 11 ч. 20 м. до 12 ч. 20 м. при температуре воздуха от +34°до +36° на участке наблюдались 144 полевки. Одна из них пробыла на поверхности земли 7 минут, одна— 4 минуты и шесть полевок — от 2,5 до 1 минуты. За эти промежутки времени полевки передвигались на расстояние до 15—70 м.

Температура ниже 0° в зимних условиях повидимому может играть гибельную роль в жизни грызунов, особенно как фактор, ослабляющий стойкость организма по отношению к инфекции. Но все же в обычных условиях, при наличии снежного покрова, при наличии хорошо развитой системы нор и утепленных гнезд вероятность гибели грызунов от прямого или косвенного действия низкой температуры весьма маловероятна. Две работы, появившиеся недавно, дают ясный ответ на этот вопрос. В первой Ралль (1931) приводит интересные данные об образе жизни песчанок — Gerbillus tamaricinus, мышей — Mus musculus, полевок — Microtus arvalis и Lagurus lagurus, хомячков — Cricetulus migratorius в условиях суровой зимы в Уральских песках

Так например песчанки, живущие в глубоких и теплых норах, где температура воздуха никогда не падает ниже 0°, тем не менее каждую ночь активно двигаются на поверхности земли несмотря на падение температуры воздуха до — 25°— 45°.

Мыши — Mus musculus — более чувствительны к низкой температуре. Они мало активны ночью при температуре от — 10,3° до — 18,6° и при силе ветра до 15 метров в секунду и почти совсем не выходят из нор при температуре от — 21,8° до — 30,9°, лишь иногда проделывая небольшие ходы под снегом. Зато при температуре от—2,1° и до—8,6° и при отсутствии ветра Mus musculus активно двигались по поверхности земли, а в ясные солнечные и безветренные дни наблюдались сидящими у нор даже при температуре—16 —21°. Когда же снежный покров достиг значительной толщины, мыши оставались деятельны под защищавшим их снегом даже при температуре воздуха до—26,4° и при сильных ветрах.

По данным Ралля (1931) полевки—Microtus arvalis, пеструшки— Lagurus lagurus и хомячки—Cricetulus migratorius наиболее чувствительны к действию низкой температуры. В тех случаях, когда температура воздуха падала ночью до—15—20°, эти зверки обычно не выходят из норок, закрывая их выходы землей. Но все же и эти грызуны встречались на поверхности земли при температуре воздуха — 6° (Lagurus),—18,4° (Microtus arvalis) и—16,7—18,1° (Cricetulus migratorius).

Передвижение хомячков по снегу и под снегом неоднократно наблюдались Раллем по следам. Еще ранее Пидопличка (1925) установил, что хомячок деятелен зимой в условиях Украины. Однажды он поймал этого зверка на снегу при температуре воздуха—18,5° (13.I.1924). В. Пантюхов наблюдал хомячка деятельным при температуре воздуха—27° (Пидопличка, 1928).

Автор настоящей статьи и В. В. Раевский неоднократно наблюдали передвижения мышей—Mus musculus, полевок—Microtus arvalis, и пеструшек—Lagurus по поверхности земли и по снегу при температуре от—3 до—5° зимой 1932/33 г. в Петровском и Благодарненском районах Северокавказского края.

Все это позволяет говорить о том, что экологические особенности разных грызунов, некоторые детали их образа жизни в природе по-

зволяют им избегать губительного действия низкой температуры и переживать зимой даже в условиях континентального климата степей и полупустынь.

В 1933 г. появилась вторая работа, принесшая ряд данных для понимания зависимости состояния грызунов от низкой температуры. Джелинео и Джиага (Gelineo et Giaga, 1933) изучали стойкость ряда млекопитающих и птиц по отношению к низким температурам в лабораторной обстановке. Они установили, что морские свинки и белые крысы могут сохранять температуру своего тела неизменной в течение 1—3 часов при температуре воздуха от—15 до—25°. При этом было установлено, что в промежутки более короткие (20—40 минут) температура тела остается постоянной даже при более низких температурах. Джелинео (1933) кроме того установил, что эта холодостойкость меняется по сезонам,—предварительное содержание животных при низкой температуре осенью и зимой делает их более устойчивыми к холоду.

Все это позволяет утверждать, что грызуны в обычных условиях, обладая рядом экологических (суточный ритм деятельности, строение нор и т. д.) и физиологических приспособлений, не гибнут от прямого действия низкой температуры даже в суровые зимы.

Наконец остается третий неблагоприятный фактор, роль которого в уничтожении грызунов подчеркивают многие авторы, — повышенная влажность и осадки. Но здесь дело обстоит не так просто; хотя смачивание шерсти и вызывает часто гибель мышей и полевок, но иногда грызуны оправляются после намокания без всякого вреда для себя (Стрельников, 1933). Кроме того в зимних условиях осадки, выпадая в виде снега, начинают играть уже благоприятную роль для грызунов (см. выше). Все же действие дождей и тающего снега и последующего охлаждения грызунов как фактора, вредного для мышей и полевок в условиях поздней осени и ранней весны, наиболее вероятно. Поэтому некоторые авторы (например Свириденко, 1934) весьма обоснованно уделяют внимание этой причине, и желательны новые детальные исследования в этом направлении.

Итак, следует сделать вывод о том, что за исключением периодов резкого ухудшения климатических условий (ливни, сильные оттепели зимой и пр). метеорологические факторы обычно не играют большой роли в смертности мышевидных грызунов.

Эти зверки обладают целым рядом физиологических и экологических приспособлений, которые позволяют им переживать периоды ухудшения состояния погоды.

В. Роль хищных птиц и млекопитающих в уменьшении числа грызунов

Исследования, начатые немецкими зоологами (Рериг и Кнохе, 1916) и затем широко развернутые в наших условиях Пидопличкой (1925, 1928, 1930, 1932) и его сотрудниками (Попов, 1932; Изотов, 1932), показали, что деятельность хищных птиц является одним из важнейших факторов, уменьшающих численность мышевидных грызунов. Достаточно привести несколько наблюдений, сделанных в самых различных условиях и в разные годы, которые говорят о том, что повидимому за счет деятельности хищных птиц и следует отнести в значительной мере ту большую смертность грызунов в природе, которую мы описывали выше.

Так например Пидопличка (1930) собрал данные о количестве грызунов, поедаемых совами за разные промежутки времени.

Таблица 17

Число грызунов и других мелких зверков (землероек), найденных в погадках совы-сипухи (Tyto alba guttata)

Место	Число сов	Период наблюдений	Продолжительность в днях	Число зверков в погадках	Число зверков, съедаемых 1 совой в 1 месяц
С. Шкаривка . .	1	25 V—26.VI 1925	32	128	128
Г. Каменец-Подольск	1	1—25.IX 1927 г.	25	72	85
С. Цвилька . . .	2	—	1 245	7 051	—
„ „	на 1 сову	—	—	3 525	86

Исходя из данных о радиусе полета совы, Пидопличка (1930) установил, что в окрестностях с. Цвильки совы собирали зверков с площади 78,5 га. Таким образом 1 сова за 1 год собирала с 1 гектара в среднем 13 зверков (86×12:78,5). Климов (1931), устанавливая шесты для хищных птиц в поле, заселенном полевкой—Stenocranius gregalis и джунгарским хомяком—Cricetulus zongarus и собирая под ними погадки, пришел к выводам о том, что за 1 месяц хищные птицы (кобчик—Erythropus vespertinus, пустельга—Tinnunculus tinnunculus, чеглок—Hypotriorchus subbuteo и болотная сова—Asio flammeus) уменьшили плотность обитаемых нор на 1 га (в среднем) от 144 до 22, т. е. до 15,3% первоначального числа. За это время под каждым шестом собирались погадки, в которых были обнаружены остатки грызунов (от 11 до 36 зверков под каждым шестом).

Изотов (1932), работая в 1931 г. в заповеднике Конча-Заспа и окольцевав 60 грызунов (51 полевку—Microtus arvalis и 9 лесных мышей—Apodemus sylvaticus), нашел через 19 дней после начала кольцования (19.IV) в погадках сипухи 2 кольца с остатками закольцеванных полевок. Таким образом он установил, что за 19 дней совы могут отловить не менее 3,3% общего числа окольцованных зверков (2 из 60 колец).

Калабухов и Раевский (1933, 1935 а), окольцевав зимой 1932/33 г. на опытных участках близ с. Камбулат Петровского района Северокавказского края несколько сот мышей — Mus musculus и производя периодический сбор погадок в этих местах, установили, что хищные птицы поедали ежедневно от 1,4 до 1,6% окольцованных мышей.

Не менее активно истребляют грызунов хищные млекопитающие: лиса, хорек, горностай, ласка. Некоторые насекомоядные (землеройки) также охотятся на мышей и полевок.

Так например по Волчанецкому (1929) в норах хорьков—Putorius eversmanni неоднократно находились шкурки полевок—Microtus arvalis Pall.

Зверев (1931), детально изучая хорька, горностая и ласку в условиях Западной Сибири, собрал очень ценный материал по питанию этих хищников. За зимние месяцы 1928—1930 гг. ему удалось исследовать 1348 желудков хорька, 1 600 желудков горностая и 88 желудков ласки. Табл. 18 содержит ряд данных, собранных Зверевым.

Таблица 18

Питание хищных млекопитающих (хорька, горностая и ласки) мышевидными грызунам

Вид	Исследовано желудков	Найдено в них				Всего мышевидных грызунов
		полевок	мышей	хомяков	мелких грызунов неопределенных	
Хорек—Putorius eversmanni Less	1348	426	73	132	29	660
Горностай—Mustela erminial L.	1600	519	57	73	84	733
Ласка—Mustela nivalis L.	88	14	15	2	8	39

Исходя из данных сведений о скорости переваривания пищи и о числе поедаемых грызунов в условиях неволи, Зверев считает, что хорек съедает за сутки около 10—12 мышей. Не менее активно истребляют грызунов ласка и горностай.

Подводя итог всем данным, собранным Зверевым, следует заключить, что мышевидные грызуны составляют один из основных родов пищи для этих хищников. Так например полевки встречались в 34% всех желудков хорька и 44,5% желудков горностая. Остальные виды мышевидных грызунов встречались также не менее чем в 5—10% всех желудков. К сожалению Зверев не дает цифр встречаемости всех мышевидных грызунов в желудках этих хищников, но исходя из данных приводимых им отдельных анализов, следует предполагать, что мышевидные грызуны встречались не менее чем в 50% общего числа желудков.

Все эти данные о хищных птицах и млекопитающих позволяют нам говорить о том, что эти животные являются основным фактором, препятствующим росту популяции мышевидных грызунов и удерживающим их численность на обычном уровне. Каков механизм прекращения этого воздействия на грызунов в период массового размножения,—мы укажем далее.

С. Роль эпизоотий в уменьшении числа мышевидных грызунов

Одним из факторов, могущих играть важную роль в уменьшении числа грызунов, являются эпизоотии, возникающие между ними и вызываемые бактериями (чума, туляремия) или простейшими (кокцидиоз). Развитие эпизоотий среди грызунов в периоды массового размножения неоднократно описывалось целым рядом исследователей.

Сводку данных по этому вопросу недавно дал Эльтон (1931). Но целый ряд данных, собранных в полевых и экспериментальных условиях, говорит о том, что если эпизоотии играют большую роль, уменьшая число грызунов в период „массового размножения“, то едва ли этот фактор имеет значение в обычных условиях.

Одним из основных условий для развития эпизоотий является возможность контакта между здоровыми и уже зараженными живот-

ными. Вероятность этого контакта резко уменьшается при небольшой плотности населения животных. Уже ранее автор этой статьи отмечал необходимость определенного минимума плотности для развития на грызунах эпизоотии (Калабухов, 1932). Им было установлено, что в местах, где грызуны (суслики) заведомо заражены чумой, развитие массовых эпизоотий среди них происходит лишь на тех участках, где их плотность не менее 11—15 сусликов на 1 гектар. Несколько ранее (Калабухов, 1929) автору настоящей статьи удалось установить, что даже в условиях большой плотности грызунов эпизоотия чумы на них может развиваться лишь в течение определенного периода—во время расселения молодых животных из нор самки, где они родились, в покинутые и обитаемые норы других сусликов. Лишь в этих условиях создается контакт здоровых грызунов с гнездами, содержащими блох, хранителей чумной инфекции, и с больными животными.

Северцов (Sewertzoff, 1934), изучая падежи среди других позвоночных, недавно подтвердил вывод о необходимости наличия определенной плотности животных для развития эпизоотии.

Массовые бактериологические исследования мышевидных грызунов, производимые противочумными лабораториями в ряде районов юго-востока, говорят о наличии сравнительно небольшого числа случаев инфекционных заболеваний среди них в обычные годы, в периоды между „массовыми размножениями“ (Бердников, 1934, Покровская, 1935). Эльтон, Форд и Бекер (1931), изучая в течение 3 лет мышевидных грызунов в окрестностях Оксфорда, не установили у них инфекционных заболеваний, которые могли бы быть причиной резкого уменьшения численности грызунов в зимние месяцы (см. выше). Бактериолог Гарднер (Gardner), проводивший эту работу, в своей заметке указывает, что „норма состояния здоровья изученного мышевидного населения чрезвычайно высока“ (стр. 672). Лишь весной 1927 г. наблюдался падеж среди мышей, содержавшихся в лаборатории, причина которого не была установлена, так как не был выделен его возбудитель, и который может быть отнесен за счет изменения условий содержания в неволе.

Все это позволяет нам предполагать, что в обычных условиях, при небольшой плотности грызунов между периодами „массового размножения“, инфекционные заболевания среди них не играют большой роли как фактор, уменьшающий их численность.

На основании всех изложенных выше данных мы пришли к выводу, что основным фактором, уничтожающим грызунов в обычных условиях и препятствующим росту мышиного населения, является деятельность хищных птиц и млекопитающих. Ряд неблагоприятных климатических факторов не оказывает большого влияния на грызунов, обладающих целым рядом экологических и физиологических особенностей приспособлений (солнечная радиация, низкая температура). Другие климатические факторы хотя и являются причинами, губящими этих зверков, действуют лишь случайно и в ограниченные периоды времени и вследствие этого не могут иметь значения постоянных причин, препятствующих увеличению численности грызунов. Точно так же не имеют большого значения эпидемические заболевания, возникающие и развивающиеся лишь в период резкого увеличения плотности и численности животных.

Прежде чем перейти к описанию взаимодействия всех экологических факторов, указанных выше в период „массового размножения“, остановимся на одном явлении, понимание которого необходимо для установления закономерностей изменения численности грызунов,—на миграциях.

6. ПЕРЕДВИЖЕНИЕ В ПРОСТРАНСТВЕ И МИГРАЦИИ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ И ИХ РОЛЬ В ИЗМЕНЕНИИ ИХ ЧИСЛЕННОСТИ

Изучение передвижений мышевидных грызунов имеет большое значение для понимания ряда вопросов их экологии и в частности для установления закономерностей массового размножения.

Еще в прошлом столетии в целом ряде работ было высказано мнение о том, что увеличение числа мышей или полевок в данном месте являлось следствием их массовых передвижений из других районов. Еще и сейчас эта точка зрения сохранилась у местного населения.

Если на первых этапах изучения мышевидных грызунов уделялось внимание этому приходу грызунов из других мест, то в настоящее время ряд экологов подчеркивает значение выселения животных из мест, где произошло „размножение", как фактора, регулирующего численность грызунов (Эльтон, 1930, 1934). Таким образом передвижения грызунов могут явиться одним из важных факторов, определяющих их численность в данном пункте. К сожалению точные исследования в этой области весьма немногочисленны.

Известен факт, что иногда грызуны передвигаются по поверхности земли в определенном направлении.

Так например в 1932 г. во время „размножения" автор настоящей статьи и В. В. Раевский (1933, 1935 гг.) неоднократно наблюдали во время поездок по Благодарненскому и Петровскому районам, что мыши—Mus musculus L., встречавшиеся поодиночке через каждые 20—30 шагов, передвигались в каком-нибудь определенном направлении, например перебегали дорогу с запада на восток и т. д.

В ноябре 1932 г. на участке профилированной дороги Петровское—Камбулат, идущей с запада на восток, на расстоянии 4 км пути в южной канаве были пойманы 24 пеструшки (Lagurus lagurus Pall.) и в северной—лишь 1 экземпляр. Этот материал говорил о том, что зверки при переходе дороги передвигались повидимому с юга на север.

В 1930 г. летом в окрестностях села Федосеевки, Заветинского района, Азово-черноморского края, эти же авторы, наблюдая резкое увеличение числа общественных полевок—Chilotus socialis Pall., также установили факт передвижения этих зверков в определенном направлении.

Окопав 6 гектаров на 2 опытных участках канавами с ловчими ямами, мы каждое утро находили в них полевок, причем из пойманных в течение периода с 24 мая по 16 июня 133 экземпляров все были найдены в восточной и южной канавах и ни одной в западной и северной.

Но эти данные, говоря о возможности передвижения грызунов в определенном направлении, ничего не говорят о длительности этого передвижения, не отвечают на вопрос о расстояниях, проходимых грызунами. Решить этот вопрос было возможным лишь применяя методику кольцевания, так успешно применяемую для изучения миграций птиц. Первые опыты подобного рода в отношении мышевидных грызунов были сделаны М. Джонсон (1926). Автор переметил летом 1924 г. 18 экземпляров Peromyscus maniculatus, разрезая им уши различным способом, 17 из них снова ловились несколько раз, а 2 ловились повторно даже семь раз. Эти опыты указали на чрезвычайную привязанность мышей к местам своего обитания. Максимальные расстояния удаления от первого места поимки не превышали 190 м.

Так например мышь № 14, пойманная в первый раз на опушке леса, была поймана второй раз на расстоянии 18,2 м от первого места—в поле ржи. На следующий день она снова была поймана в первом пункте. Затем она ловилась на расстоянии 136 м от первой точки и наконец снова была поймана на старом месте.

Мышь № 12, пойманная во второй раз на расстоянии 182 м от места, где ее пометили, снова была поймана через 5 дней на месте кольцевания.

Мышь № 15 ушла от места, где ее метили, за 91 метр и ловилась в этом пункте несколько раз.

Затем появилась работа Б. Джонсон (1927), проведшей опыты по кольцеванию мышевидных грызунов. Всего за период с 23 июня по 25 августа 1924 г. было окольцовано 53 зверка; 30 Evotomys gapperi, 17 Peromyscus и 6 Microtus. Повторно были выловлены Evotomys—58 раз, Peromyscus—47 раз, Microtus—ни разу. Из зверков, ловившихся повторно несколько раз, необходимо отметить 1 экземпляр Peromyscus, пойманный повторно 17 раз, и ряд других, давших близкие цифры. Лов Microtus вообще был довольно затруднителен, так как зверки не шли в ловушки.

Эти опыты также показали привязанность грызунов к местам своего обитания. Большинство из них не удалялось от места кольцевания далее чем на 68 м; лишь один самец Peromyscus, ловившийся неоднократно (14 раз) на одном и том же месте, однажды был обнаружен на расстоянии 151 метра от места его обитания. Был поставлен также один опыт выпускания на опытном участке самки Peromyscus, пойманной в другом районе. Этот зверок затем ловился в месте выпуска 8 раз в течение 3 недель.

В 1931 г. 60 мышевидных грызунов (15 Microtus arvalis и 9 Apodemus sylvaticus) были окольцованы Изотовым (Ізотів, 1932) в заповеднике Конча-Заспа, близ Киева. За период с 1 апреля по 25 августа 2 из этих зверков были обнаружены через 19 дней в погадках совы (см. выше). Кроме того 3 полевки были выловлены 19 апреля (2 экземпляра), 25 апреля (1 экземпляр) недалеко от места их выпускания. Точно так же была найдена снова—мертвой—одна из лесных мышей.

Зимой 1932/33 г. в Петровском районе Северокавказского края была проведена большая работа по кольцеванию Mus musculus (Калабухов и Раевский, 1933 и 1935, а) в окрестностях с. Камбулат Петровского района; в скирдах просяной и ржаной мякины было окольцовано 928 мышей.

Кольцевание производилось на 4 токах, удаленных один от другого на расстоянии от 500 до 1 000 метров (рис. 6). Методика кольцевания подробно описана в другой статье (Калабухов и Раевский, 1933).

Первое кольцевание было произведено между 28 и 31 декабря. Всего за этот период были окольцованы 734 зверка, из них на участке № 1—220, на участке № 2—160 и на участке № 4 - 340 и наконец на участке № 3—14 мышей. Через 10 дней (9—10. I) были произведены первый учет и новое кольцевание. Дополнительно были закольцованы еще 194 мыши: 150 на участке № 4 и 44 на участке № 2. Следующий учет производился через 20 дней (21—22. I—и последний—через 38 дней (7—8. II). Данные, полученные во время учета, сведены на табл. 19 и на рис. 6.

Ни один из пойманных снова 189 окольцованных зверков не ушел с места кольцевания и не был обнаружен в другом скирду, причем некоторые из них ловились нами повторно на одном и том же месте по 3 раза (8 мышей). По наблюдениям, сделанным по сле-

Таблица 19

Повторные поимки окольцованных Musculus на участках близ с. Камбулат

№ участка	Окольцовано 28—31.XII	Окольцовано 9—10. I	Всего окольцовано	Выловлено окольцованных мышей				
				28—31.XII	9—10. I	21—22. I	7—8.II	Всего
4	340	150	490	1	85	26	3	115
2	220	—	220	3	25	3	—	31
1	160	44	204	12	24	4	1	41
3	14	—	14	—	—	2	—	—
Всего	734	194	928	16	134	35	4	189

дам на снегу, мы также наблюдали передвижение мышевидных грызунов на расстоянии не более чем до 200—300 м. Зимой 1933/34 г. С. Н. Варшавский (1935) провел в Цымлянском районе Азово-Черноморского края интересные наблюдения над передвижением полевок—Microtus arvalis и мышей—Mus musculus и Apodemus sylvaticus по следам на снегу. При этом он установил, что лишь единичные полевки передвигались на расстояние далее 1 км, большинство их проходило расстояние не более чем 500 м. Так например из 71 полевки, следы которых были прослежены с момента их выхода из-под снега, прошли расстояние:

	до 100 м	36,	т. е.	50,7%
от 101	„ 500 „	24	„ „	33,8 %
„ 501	„ 1000 „	7	„ „	9,8 %
свыше	„ 1000 „	4	„ „	5,6 %

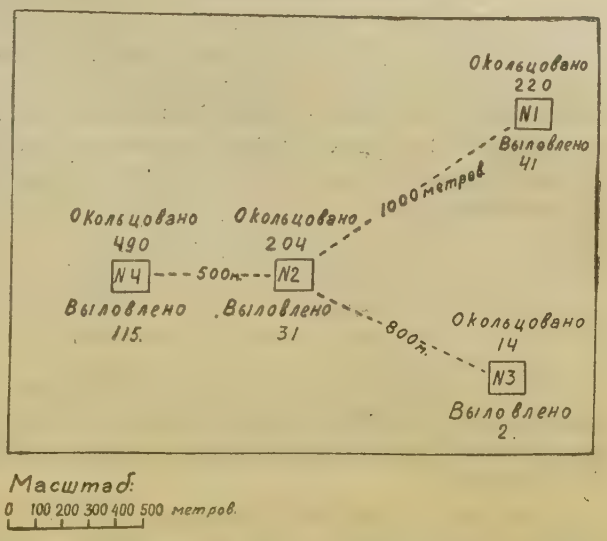


Рис. 6. Результаты кольцевания мышей Mus musculus L. в скирдах в окрестностях с. Камбулач Петровского р-на Северокавказского края зимой 1932—1933 г. (по Калабухову и Раевскому)

Варшавский (1935) установил также, что мыши и степные пеструшки передвигаются на еще более короткое расстояние, чем полевки (см. также Кузнецов, 1935).

Все эти данные по изучению передвижений грызунов, собранные в самых различных местах (Северная Америка, Украина, Предкавказье) в разные сезоны (весной, летом, осенью и зимой), говорят нам о чрезвычайной привязанности грызунов к местам своего обитания. Грызуны изученных видов (Peromyscus maniculatus, Mus musculus, Microtus arvalis и Evotomys gapperi) при самых различных экологических условиях и самой различной их плотности оказались весьма малоподвижны.

Все это заставляет нас утверждать, что эти зверки не совершают длительных и массовых перекочевок на десятки километров, подобно тем миграциям, которые описаны в отношении леммингов у Хильцхеймера (Hilzheimer, 1929), Хипа (Heape, 1931), и что поэтому эти

передвижения не влияют непосредственно на изменение численности грызунов в том или ином районе.

Но эти незначительные и кратковременные передвижения на расстояние до 200—500 м от нор играют роль в изменении численности грызунов, подвергая их опасности быть пойманными хищниками или облегчая здоровым грызунам контакт с больными. Так например совершенно очевидно, что хищные птицы ловят зверков только во время их передвижения по поверхности земли. Ловля грызунов хищным млекопитающим также весьма облегчается на поверхности земли, в то время как в разветвленной системе ходов, особенно у полевок, грызуны могут избегать встречи с хищником.

С. Н. Варшавский (1935) приводит необычайно интересные данные по этому вопросу. Проследив передвижение по снегу 71 полевки—Microtus arvalis, он установил, что зверки, передвигавшиеся на далекое расстояние, наиболее часто подвергались нападению хищников.

Из 11	полевок,	прошедших	от	2	до	10 м,	погибли	4,	т. е.	36%
„ 25	„	„	„	11	„	100 „	„	11	„ „	44%
„ 25	„	„	„	101	„	500 „	„	14	„ „	58%
„ 11	„	„	свыше			500 „	„	7	„ „	63%

При этом передвижение на расстояние свыше 1 км всегда сопровождалось гибелью полевок, — все 4 зверка, прошедших это расстояние, были съедены хищниками:

1-я	на расстоянии	1 231 м	была	съедена	хорьком.
2-я	„ „	1 531 „	„	„	лаской
3-я	„ „	1 750 „	„	„	хорьком
4 я	„ „	4 126 „	„	„	„

На значение контакта с обитателями чужих нор для развития эпизоотий я указывал уже выше. Поэтому нам необходимо установить некоторые закономерности в передвижении грызунов на небольшие расстояния.

Опыты, и наблюдения над мышевидными грызунами, описанные выше, позволяют сделать лишь вывод о том, что как при обычных условиях, так и во время „массового размножения“ (наши опыты с Mus musculus) при наличии достаточного количества пищи мышевидные грызуны малоподвижны. Этот вывод может быть сопоставлен с данными, полученными при изучении передвижений других грызунов, сусликов—Citellus pygmaeus Pall. (Калабухов и Раевский, 1935, b.) в ряде районов Азово-Черноморского и Северокавказского края в 1930—1932 гг. Опыты кольцевания этих зверков, произведенные в большом количестве (всего было окольцовано 4857 сусликов), также установили факт чрезвычайной привязанности Citellus pygmaeus к местам своего обитания. Из 113 сусликов, выловленных с кольцами в 1930—1932 гг., грызуны распределялись по пройденному ими расстоянию следующим образом:

На территории участков кольцевания	. . . .	64,	или 56,6%
В зоне до 250 м от участка „	. . . .	29	„ 26,6%
„ от 250 до 1 000 м от участка	. . . .	16	„ 14,2%
„ „ 1 000 „ 2 000 „ „ „	. . . .	3	„ 2,6%
„ „ 2 000 „ 5 000 „ „ „	. . . .	1	„ 0,9%

Некоторые суслики ловились повторно на одном и том же пункте через 2—3 года, часто в пределах одного и того же гектара (4 эк-

земпляра). Один из сусликов ловился повторно 3 раза (в 1930, 1931 и 1932 гг.).

Авторы установили также, что к передвижению в пространстве наиболее склонны молодые суслики в период расселения. Табл. 20 приводит материал по удалению сусликов с участков в зависимости от их возраста.

Таблица 20

Удаление сусликов от участков в зависимости от возраста

Удаление от участка	Возраст до 1 года	Возраст от 1 до 2 лет	Возраст от 2 лет и выше	Сусликов в возрасте до 1 года в % к общему числу сусликов в этой зоне
От 0 до 250 м	47	17	29	50,5
„ 250 „ 1 000 „	14	2	—	87,5
„ 1 000 „ 2 000 „	3	—	—	100,0
„ 2 000 „ 5 000 „	1	—	—	100,0

Далее удалось установить, что основной причиной передвижения сусликов является уменьшение количества пищи в пункте их прежнего обитания. Уменьшение количества растительной пищи за счет ее высыхания, вытаптывания скотом и поедания самими грызунами (при их большой плотности) вызывает уход животных из этих мест. В частности в период расселения молодые зверки интенсивно передвигаются вследствие наличия в данном пункте большого числа взрослых и молодых сусликов. Направление движения зверков определяется исключительно градиентом количества пищи. В зависимости от местных экологических условий, определяемых микрорельефом и микроклиматом (например сохранение зеленой растительности в низинах), ролью самих сусликов (различная плотность заселения) или ролью домашнего скота, всегда наблюдалось передвижение животных из мест с небольшим количеством пищи на участки с достаточным количеством растительности.

Н. Б. Бируля (1935) отметил при изучении распределения плотности сусликов в зависимости от экологических условий также этот факт передвижения грызунов в поисках пищи по направлению понижения рельефа (в западины и ложбины), где еще сохранилась свежая растительность, или на посевы. Этот автор указывает также на различную степень заселенности стаций грызунами в зависимости от обилия корма. Так на одном из комплексных участков, площадь которого наполовину (46%) состояла из западин, общее число свежих наклонных нор, служащих показателем деятельности сусликов в этот период, было равно 43 на 1 га, а на соседнем участке с однообразным рельефом, без западин—всего 3 на 1 га.

Зависимость между направлением и интенсивностью передвижения и распределением пищи в пространстве установлена также для белки (Формозов, 1934) и для ряда других млекопитающих и птиц (Хильцхеймер, 1929, Хип, 1931). Все это говорит о том, что и для мышевидных грызунов основным импульсом к передвижению может быть недостаток пищи.

Сделанные выводы определяют целый ряд важных последствий. Мы уже отмечали ранее, что чем более подвижны грызуны, тем больше вероятность их гибели от случайных причин и в частности тем больше их встречаемость с хищниками. Этот вывод позволяет

утверждать, что количество пищи, необходимой для грызунов и ее распределения в пространстве, определяет процесс, непосредственно не связанный с питанием грызунов,—их смертность от хищников. Чем больше пищи на данной территории, тем меньше радиус передвижения грызунов, тем меньше вероятность их гибели от хищников (см. выше, данные Варшавского, 1935). Если мы сопоставим вывод, сделанный на основании кольцевания сусликов, о том, что наиболее подвижны молодые зверки (табл. 20), с данными о высокой смертности этих грызунов в возрасте до 1 года (табл. 16), мы увидим еще одно подтверждение этого взгляда о связи между подвижностью грызунов и их смертностью от хищников.

Бируля (1935) приводит косвенное доказательство этой зависимости. Установив, что плотность сусликов в летний период наиболее высока на комплексных участках с обилием корма и очень низка на территориях с однородной растительностью, он отметил, что плотность нор и самих сусликов на больших участках, покрытых однообразными фитоценозами, постепенно падала по мере удаления от граничащих с ними комплексных и на расстоянии 500—700 м от них доходила до единичных сусликов на 1 га. Эти данные позволяют Бируле (1935) предполагать, что удаленность этих двух стаций друг от друга, определяя расстояние и длительность передвижения грызунов в поисках пищи, повидимому определяет тем самым вероятность их гибели от хищников.

Такова сложная зависимость численности грызунов от интенсивности передвижений. Обилие пищи, возраст животных и их плотность, являясь звеньями этой сложной цепи, определяют собой то или иное направление этого процесса.

В обычных условиях в период между массовыми размножениями передвижение грызунов в поисках пищи на расстояние до 200—500 м создает обстановку, благоприятную для поедания их хищными птицами и млекопитающими, причем, как это было отмечено выше, наибольшая смертность наблюдается у молодняка. Вследствие этого численность грызунов не выходит за обычные пределы. Таким образом интенсивность передвижения грызунов является фактором, влияющим на интенсивность их смертности.

7. ПРИЧИНЫ МАССОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ

Каковы же те изменения в экологии грызунов, которые вызывают волну их массового появления? Чтобы ответить на этот вопрос, необходимо остановиться на моменте, которому предыдущие исследователи уделяли много внимания,—на вопросе о периодичности массовых размножений. Материал, собранный рядом исследователей, с несомненностью доказывает наличие определенной периодичности для появления грызунов (Эльтон, 1924, Миддльтон, 1930, Виноградов, 1934). Прежде всего доказан 10—11-летний период массовых появлений грызунов для целого ряда районов (Эльтон, 1924, Виноградов, 1934). Кроме того для ряда форм установлена периодичность в 3,5—4 года (Миддльтон, 1930). И наконец в ряде районов массовое появление грызунов происходит и в другие сроки (Пидопличка, 1930). Этот материал как будто опровергает строгую периодичность явления „размножения". Так например Пидопличка (1930), исходя из этих данных, отрицает значение периодических изменений зимнего климата для изменения численности грызунов. К выводу об отсутствии периодичности в размножениях приходит и Свириденко (1934).

На самом деле эти данные не являются противоречивыми, так как периодические и непериодические массовые появления грызунов вызываются одной и той же причиной: обилием пищи для них.

С несомненностью доказано, что для одной группы грызунов Mus musculus и Microtus arvalis) основной причиной их „размножения" является состояние посевов хлебных культур. Большой урожай и последующее длительное пребывание скошенного хлеба в поле всегда вызывали массовое размножение „мышевидных" грызунов. Но механизм действия этого обилия пищи совершенно иной, чем его представляют обычно. Неубранный хлеб, обилие пищи создают условия малой подвижности грызунов. Мыши и полевки, находя корм в изобилии около норы и не передвигаясь поэтому на значительные расстояния, избегают гибели от хищников. И в этих условиях начинает осуществляться увеличение численности грызунов, подобное их размножению в оптимальных увловиях (см. главу 2). Зверки размножаются с той же интенсивностью, что и в обычных условиях, но резко снижается их смертность от хищников. Автору этой статьи и В. В. Раевскому пришлось проследить „размножение" 1932 г. на Северном Кавказе. И здесь нам удалось наблюдать эту необычную выживаемость молодых зверков, живущих в условиях скирд и копен необмолоченного хлеба. Так например, собрав 12.VII.1932 г. под копнами ржи в окрестностях с. Заветного 36 мышей—Mus musculus, мы нашли среди них всего 6 половозрелых зверков; 30 остальных были в возрасте не более 1 месяца (вес тела—6—8 г). Характерно, что у одной из взрослых самок в матке было еще 10 эмбрионов (см. Калабухов и Раевский, 1935, а). Таковы же условия массового появления других мышевидных грызунов. В 1932 г. в обследованных нами районах наблюдалось также резкое увеличение числа степной пеструшки—Lagurus lagurus Pall. И в этом случае этот рост численности был связан с обилием диких растений, сорняков и злаков в открытой степи. Обилие осадков в 1932 г. создало обстановку, в которой обычно бесплодные и лишенные растительности в летний период степи Туркменского, Благодарненского и Петровского районов Северокавказского края были покрыты густым травостоем диких злаков и сорняков. Тем самым и для Lagurus создались условия обилия корма, уменьшилась интенсивность их передвижения и резко упала их смертность от хищников. Обилие растительности создало также условия убежища для грызунов и тем самым также уменьшилась вероятность их гибели от хищников. О значении обилия пищи для размножения грызунов писал ранее Пидопличка (1930); но подчеркивая эту роль обилия пищи и указывая, что этот момент почти всецело связан с деятельностью человека (своевременная и тщательная уборка хлеба), этот автор отвлекся от факта зависимости урожая от климатических условий данного года. Тем самым он недооценил значения периодических изменений климата как условий, так же влияющих на численность грызунов, как и деятельность человека. Весьма вероятно, что 10—11-летний период размножения тесно связан с периодичностью в числе солнечных пятен и интенсивностью солнечной радиации. Розинг (1924) приводит данные о связи между числом пятен и урожаем ржи в Московской губернии, говорящие об этой зависимости. Периоды увеличения числа пятен, сопровождаясь засухой, уменьшали урожай. Состояние „урожая" диких растений также может быть связано с этой периодичностью в деятельности солнца.

В то же время „размножения“ грызунов в другие сроки подчеркивает, что часто изменение обилия пищи определяется и другими условиями, связанными с широтой, орографией, микрорельефом, составом почвы и целым рядом других условий. И наконец тесная связь „размножения“ с качеством уборки хлеба, с обилием сорняков также подтверждает этот вывод.

Самые различные комбинации могут создавать условия накопления обилия пищи. И вслед за этим создаются условия, при которых уменьшается интенсивность передвижений грызунов, создаются условия убежища для них и уменьшается их смертность от хищников.

Таков механизм массового появления мышевидных грызунов.

Без сомнения некоторые другие моменты могут оказывать влияние на этот процесс. Так например вследствие влияния климатических условий возможно изменение длительности периода депрессии процесса размножения, наблюдающейся в зимнее время (см. главу 3).

В разные годы срок наступления этого периода депрессии и срок возвращения к нормальной половой функции могут быть различны. Так например Родионов (1924) добыл первую беременную самку Chilotus socialis в 1915 г. 21 января, в то время как в 1916 г. уже 5 января процент беременности равнялся 0,5.

По данным Эльтона, Форда и Бекера (1931) зимой 1926/27 г. столь резкое падение процента беременных самок и сперматогенеза у самцов произошло лишь на короткий срок, а зимой 1927/28 г. это падение было еще менее значительным (рис. 3). В противоположность этому зимой 1925/26 г. размножение прерывалось полностью с ноября по февраль включительно (см. рис. 3). Возможно, что и эти факторы имеют некоторое влияние, сокращая срок увеличения численности грызунов, но повидимому их значение второстепенно.

Так по данным Родионова (1924) и Эльтона, Форда и Бекера (1931) годы более раннего размножения мышей и полевок не сопровождаются увеличением их числа сверх нормы. По Родионову (1924) 1916 год был годом резкого падением численности Chilotus socialis. Точно так же по Эльтону, Форду и Бекеру (1931) в 1928 г. не только не наблюдалось резкого увеличения числа грызунов, но даже произошло некоторое уменьшение их числа по сравнению с 1926 и 1927 гг. (рис. 4). По данным Шеффера (1924) (см. табл. 3) Peromyscus размножается в течение всего года, и тем не менее это не ведет к увеличению его численности до пределов „массового размножения“.

Поэтому, не исключая возможности некоторого влияния длительности периода размножения и длительности периода депрессии на численность грызунов, мы все же должны притти к выводу, что явления „массового размножения“ связаны в основном не с усиленным размножением в узком смысле этого слова, а с резким уменьшением смертности грызунов. Это уменьшение смертности связано с наличием ряда условий (обилие пищи, наличие укрытий и убежищ), уменьшающих вероятность поедания их хищниками. Сохранившиеся зверки, размножаясь в свою очередь, резко увеличивают численность данного вида. Эти условия определяются, с одной стороны, циклическими изменениями климата и климатическими особенностями разных районов и, с другой стороны, деятельностью человека (своевременность и качество уборки хлеба и уничтожение сорняков).

8. ГИБЕЛЬ ГРЫЗУНОВ ПОСЛЕ МАССОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ

О причинах, истребляющих грызунов во время „массового размножения“, мы писали уже ранее (Калабухов и Оболенский, 1933;

Калабухов и Раевский, 1935, а.). Недавно Свириденко дал подробный обзор этих факторов (1934). Если в обычных условиях фактором, сдерживающим рост популяции, является главным образом деятельность хищников, то во время массового размножения целый ряд других моментов играет важную роль.

Неблагоприятные метеорологические факторы имеют значение потому, что в условиях большой плотности многие грызуны не имеют собственных нор и заселяют норы других грызунов, к условиям существования в которых они не приспособлены. Так например в 1932 г. большое число пеструшек—Lagurus lagurus, особенно молодых, встречалось в заброшенных норах сусликов, более доступных действию целого ряда неблагоприятных факторов и не имеющих разветвленной системы ходов. Роль осадков, гололедицы и других климатических явлений в уничтожении грызунов в этот период отмечалась рядом авторов (Виноградов, 1934; Свириденко, 1934). Но основным фактором, истребляющим грызунов в период их массового появления, является повидимому та же деятельность хищников. Увеличение числа зверков постепенно увеличивает также и число хищников. За счет размножения хищных птиц и млекопитающих, за счет их передвижения из других районов, в пунктах, где грызуны „размножаются", резко увеличивается число хищных птиц и млекопитающих (Формозов, 1934, b). Эта деятельность хищников облегчается постепенным повышением интенсивности передвижений у грызунов по мере уничтожения ими запасов пищи. К середине зимы обычно мыши и полевки поедают запасы корма в скирдах и копнах и резко уменьшают количество растительной пищи в открытом поле. Это уменьшение количества пищи вынуждает грызунов передвигаться на более далекие расстояния, выходить из-под прикрытий, которые представляют собой скирды и копны, густой растительный покров на полях и в степи и снежный покров.

Эти передвижения делают грызунов добычей хищных птиц и млекопитающих. Как интенсивно идет это истребление грызунов хищниками во время массового размножения, можно судить по данным, собранным Калабуховым и Раевским (1933, 1935, а). Собирая погадки хищных птиц на участке кольцевания мышей (см. выше), мы находили в них кольца от мышей, причем за сутки совы поедали от 1,4 до 1,6% общего числа окольцованных зверков. Учитывая, что погадки собирались лишь на ограниченной территории участков, а не во всех тех местах, куда могли перелетать совы—в радиусе 1—2 км вокруг участков,—следует считать, что число зверков, поедаемых птицами, было значительно больше. Сравнивая эти данные с результатами количественного учета мышей в этих скирдах (табл. 14 и рис. 5) и учитывая, что бактериологическое исследование нескольких десятков грызунов из этих скирдов показало отсутствие среди них инфекционных заболеваний, надо думать, что деятельность хищных птиц явилась основным фактором истребления мышей. В самом деле, если мы рассчитаем из данных табл. 14 среднюю величину уменьшения числа грызунов за одни сутки и сравним с данными по проценту отлова окольцованных мышей совами, мы получим сходные цифры.

Так например за период с 30.XII по 21.I число мышей уменьшилось до 3,5% от первоначального количества, т. е. за 22 дня было истреблено 96,5% всех зверков, или в среднем за день погибло 4,5% всех грызунов. Учитывая, что погадки собирались не со всех тех мест, куда их могли бы выбрасывать совы, мы можем считать эти цифры очень близкими. Этот опыт позволяет утверждать, что хищ-

ники являются во время массового размножения основным фактором, приводящим численность грызунов к прежнему уровню.

Данные этого опыта говорят также о том, что хищники не могут полностью истребить грызунов. После того как число грызунов было резко уменьшено (после 21—22.I), их дальнейшее уничтожение пошло более замедленным темпом. За 16 дней (до 7.II) число грызунов понизилось всего до 0,8% от общего количества, т. е. за 1 день погибало в среднем уже по 0,17% общего числа грызунов (рис. 5). Это уменьшение смертности грызунов от хищников связано повидимому с тем, что резкое уменьшение плотности позволило оставшимся зверкам находить достаточное количество корма в скирдах и тем самым понизило интенсивность их передвижений. Кроме того уменьшение числа грызунов, передвигающихся на поверхности земли, создало условия, неблагоприятные для существования хищников, и их число резко уменьшилось вследствие откочевки в другие пункты.

Таким образом снова создались соотношения, характерные для обычного времени, между периодом „массовых размножений".

Таких примеров истребления грызунов хищниками мы могли бы привести много, но считаем это нецелесообразным вследствие подробного описания этих фактов в сводках Виноградова (1934), Формозова (1934, b) и Свириденко (1934).

Во время „массовых размножений" начинает действовать еще один могущественный фактор, истребляющий грызунов,—эпизоотии. Когда их плотность достигает уровня, при котором между грызунами создается интенсивный контакт, инфекционные заболевания, обычно распространенные лишь среди одиночных животных, охватывают основную массу грызунов. Зависимость между плотностью населения и распространенностью инфекционных заболеваний давно известна эпидемиологам в виде так называемого закона Фарра (Farr), (см. Уильсон Wilson, 1926). Автор настоящей статьи для сусликов (Калабухов, 1932) и Северцов (1934) для ряда других позвоночных отмечали значение определенного минимума плотности для развития на них эпизоотий.

Изучение „массового размножения" грызунов в 1932/33 г. на Северном Кавказе показало, что в это время среди них развились интенсивные эпизоотии, вызванные целым рядом микроорганизмов (диплококк и два микроба из группы геморрагической септицемии). Процент заражения этих грызунов был в ряде случаев очень высок—до 25 и более процентов. Эпизоотии обычно регистрировались также в целом ряде других случаев (см. сводку Эльтона, 1931; Виноградов, 1934; Свириденко, 1934 Бердников, 1934; Покровская, 1935). Хорошо известны массовые эпизоотии, которыми оканчиваются массовые появления леммингов на севере Скандинавского и Кольского полуостровов. В этом случаев их вызывает также микроб из группы геморрагической септицемии—Pasteurella lemmi (Эльтон, 1931).

Таким образом несомненно, что уменьшение численности грызунов после их массового появления может быть часто связано с эпизоотиями. Таким образом в условиях большой плотности грызунов этот фактор играет несомненную роль.

Мероприятия по борьбе с грызунами, предпринимаемые иногда в широком масштабе, также обычно играют большую роль в истреблении мышевидных грызунов во время „размножения". К сожалению эти мероприятия в ряде случаев проводятся не своевременно и тем самым не всегда дают желаемый эфект.

Таковы те причины, которые уничтожают грызунов после их „массового размножения". Мы не останавливаемся на них более

подробно, так как считаем, что это достаточно освещено в сводках Виноградова и Свириденко. Эти пути уничтожения „размножившихся“ грызунов более изучены, чем механизм увеличения их численности. Поэтому в настоящей статье основное внимание было уделено факторам, сдерживающим численность грызунов в обычное время, между периодами размножения, и механизму самого „размножения“. Автор надеется, что выполненная работа послужит основой дальнейших исследований, которые окончательно разрешат проблему „массовых размножений“ грызунов.

9. ПРАКТИЧЕСКИЕ ВЫВОДЫ

Изложенные данные позволяют уже и сейчас подчеркнуть, что основой мер по борьбе с массовым появлением грызунов являются профилактические мероприятия, связанные с уничтожением возможных источников пищи для них: быстрая уборка и молотьба скошенного хлеба, изоляция от грызунов скирд и стогов с соломой, мякиной и кормовыми травами, уничтожение сорняков,—те меры, своевременное проведение которых может обеспечить ликвидацию волны „размножения“ в самом начале. Зимой 1932/33 г. автору этой статьи пришлось быть свидетелем этого резкого влияния деятельности человека на ход массового появления грызунов. В целом ряде колхозов Благодарненского района уборка скошенного хлеба и его молотьба растянулись на несколько месяцев. В связи с этим, а также вследствие плохого качества обмолота скирды соломы и мякины в этих пунктах изобиловали мышами, плотность их доходила до 40—70 мышей на 1 кубометр мякины.

Но в ряде пунктов, например в колхозе с. Довсун, хлеб был убран и обмолочен своевременно, молотьба была произведена без утери зерна, в результате чего скирды соломы и мякины стояли почти лишенные зерна. Кроме того эти скирды и стога были своевременно окопаны канавами. В результате этих мер местное население предотвратило „размножение“ Mus musculus и Microtus arvalis, и во время произведенного обследования мы были удивлены небольшим количеством грызунов в этих местах.

Без сомнения более затруднительно предотвращение увеличения численности грызунов, живущих в нераспаханной степи (Chilotus socialis, Lagurus lagurus).

Но и в этих условиях правильная уборка сена, окапывание стогов канавами и сжигание сорняков, произведенные своевременно, могут если не предотвратить полностью, то значительно уменьшить размеры „размножения“ этих полевок.

Итак несмотря на то что в ряде случаев это накопление избытка пищи и последующее уменьшение смертности грызунов связаны с циклическими изменениями климата, возможность влиять на основное звено в этой цепи—возможность предотвращать образование запасов пищи для грызунов—позволяет предотвращать это „размножение“.

Этот вывод позволяет нам считать неправильной точку зрения ряда исследователей, считающих „массовое размножение“ неизбежным злом. Задачей исследователя-эколога является не простое установление зависимости того или иного процесса от внешней среды, но и выяснение всех промежуточных звеньев в цепи причинности. Это установление механизма действия внешней среды часто позволяет управлять данным явлением.

В данном случае установление зависимости между обилием пищи интенсивностью передвижений и смертностью грызунов от хищников также намечает пути предотвращения массового появления мышевидных грызунов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Allanson M. and Deansley R. 1934. The reaction of anoestrous hedgehogst experimental conditions. «Proc. R Soc.», ser. B. v. 116, № 797, p. 170.—2. Baker J. R. and Ranson R. M. 1932a. Factors affecting the breeding of the field mouse (Microtus agrestis). P. 1. Light. «Proc. R. Soc.», ser. B., v. 110, № 767, p. 313.—3. Baker J. R. and Ranson R. M. 1932b. Factors affecting the breeding of the field mouse (Microtus agrestis). Part II. Temperature and food, «Proc. R. Soc.», ser. B., v. 112, № B-774. p. 39.—4. Бердников В. А. 1934, Эпизоотия туларемии на мышевидных грызунах как причина вспышки на людях. «Вестн. микроб. эпид. и паразитол.», т. XIII, вып. 1. 4.—Бируля Н. Б. 1935. Закономерности распределения малого суслика (Citellus pygmeaus Pall) в пространстве (в печати). — 5. Більский Б. 1925. Про „мишачу напасть“ на Київщині в 1923 — 1925 рр. Листок боротьбы з шкидниками, 4. 6 1925, стр. 7.—6. Bisonnette T. H. 1932. Modification of mammalian sexual cycles, reactions of ferrets (Putorius vulgaris) of both sex to electric light added after dark in November and December. «Proc. R. Soc. B.», v. 110, № 767, p. 322. — 7. Chapman R. N. 1931. Animal Ecology. With especial reference to insects. Graw — Hill Book Co Inc. New York 1931, p. 1.—8. Crew F. and Mirskaia L. 1931. The effects of density on and adult mouse population. Biol. Generalis, v. VII, N 2. — 9. Davis D. H. S. 1933. Rhytmic activity in the short-tailed vole Microtus. «J. Anim. Ecology», v. 2, N 2, p. 232. — 10. Donaldson H. 1921. The rat (Data and reference table for the albino rat and the norway rat) Memoirs of Wist. Inst. of Anat. a. Biol. N 6. Philadelphia.—11. Dempsey E. W., Myers H. I, Joung W. C. and Jennison D. R. 1934. Absence of light and the reproductive cycle in the guinea pig. Am. J. Physiol., v. 109, N 2, p. 307.— 12. Elton C. S. 1924. Periodic fluctuations in the number of animals, their causes and effects. «Brit. Journ. of Exp. Biol.», v. II, p. 119. — 13. Elton Ch. 1930. Animal Ecology and Evolution. Oxford. — 14. Elton Ch., Ford E., Baker J. 1931. The health and parasites of a wild mouse population. Proceed Zool. Soc. of London. Part. 3, 1931, p. 657.—15. Elton Ch. 1931. The study of epidemic diseases among wild animals. J. of Hygiene., v. XXXI, N 4.—16.» Элтон. Ч. 1934. Экология животных. Биомедгиз.—17. Фенюк Б. К. 1934. Массовое размножение мышевидных грызунов в Сталинградском крае осенью 1933 г. «Вестн. микр., эпидемиол. и паразит.», т. XIII, вып. 3.—18. Findlay G. and Middeleton A. D. 1934. Epidemic disease among voles (Microtus) with special reference to Toxoplasma. «J. Animal Ecol.», v. 3, N 2, стр. 150.—19. Формозов А. Н. 1934. Хищные птицы и грызуны. «Зоол. журнал», т. XIII, вып. 4.—20. Формозов А. Н. 1934. Миграции обыкновенной белки (Sciurus vulgaris L.) в СССР. Труды Зоол. инст. Ак. наук СССР.—21. Гелинео Ст. 1933. Прилагогозанье термогенезе на топлотну середину. Српска Кральевская Академия. Посебна Изданья Кн. XCVIII.—22. Giaja J. et Gelineo S. 1933. Sur la résistance au froid de quelques homéothermes. «Arch. Internationale de Physiologie», t. XXXVII. F. I, p. 20.—23. Greenwood M., Topley W. and Wilson. 1931. The mortality of a herd of mice under normal conditions. J. of Hyg. 1931, p. 401.—24. Heape W. 1931. Emigration, migration and nomadism. Cambridge, 1931.—25. Hilzheimer M. 1929. Die Wanderungen der Säugetiere. Ergebn. der Biol. B. V, 1929, p. 219.— 26. Johnson B. W. 1927. Preliminary experimental studies of mice of Mount. Desert Island Maine. Journ. of Mammol. v. 8., N 4, XI.—27. Johnson M. S. 1926. Activity and distribution of certain wild mice in relation to biotic communities. «J. of Mammal». v. 7, N 4.—28. Ізотів І. П. 1932. До вивчения між совою-сипухой та дрібними гризунами. Матер. до порайонова вивченія дрибних звірів та птахів, що ними живляться. Вып. 1, стр. 93.—29. Зверев М. Д. 1931. Материалы по биологии и сельскохозяйственному значению хорька и других мелких хищников из семейства Mustelidae. Труды по защите растений Сибири, т. I (8), Новосибирск, стр. 5.—30. Калабухов Н. И. 1929. Расселение сусликов (Citellus pygmaeus Pall) как причина чумной эпизоотии. Гигиена и эпидемиология, февраль, № 2, стр. 51. — 31. Калабухов Н. И. 1932. Плотность заселения сусликами чумных районов Северокавказского края. Труды по защите растений, т. IV, 2. 32. Калабухов Н. И. 1933. Кольцевание сусликов (Citellus pygmaeus Pall) при изучении продолжительности их жизни в природе. Ученые записки МГУ, вып. I.— 33. Калабухов Н. И. и Оболенский С. И. 1933. Массовые размножения мышевидных грызунов. Сборник ВИЗР, № 5, стр. 149.—34. Калабухов Н. И. и Раевский В. В. 1933. Методика изучения некоторых вопросов экологии мышевидных грызунов. «Вестн. микроб. и эпидемиол.», т. XII, № 1, стр. 47.—35. Калабухов Н. И. и Раевский В. В. 1935а. Материалы по динамике фауны грызунов в предкавказских степях. Сборн. «Борьба с грызунами в степях Предкавказья». Ростов-

Дон, стр. 222. 230. Калабухов Н. И. и Раевский В. В. 1935 в. Изучение передвижений сусликов (Citellus pygmaeus Pall) на Сев. Кавказе методом кольцевания. «Проблемы экологии и биоценологии». вып. 2.—37. Кашкаров Д. Н. 1933. Среда и сообщество. Медгиз. Москва.—38. Keeler CL. E. 1931. The laboratory mouse (its origin, heredity and culture). «Harvard University Press».—39. King H. D. 1923. The growth and variability in the body weight of the Norway rat (Mus norvegicus) «Anat. Record» v. 25, pp. 79.—40. Климов Ю. Н. 1931. К биологии узкочерепной полевки (Microtus (Stenocranius) gregalis gregalis Pall. и приманочный метод борьбы с ней. «Тр. по защите растений Сибири», т. 1 (8), стр. 110.—41. Кузнецов Н. Я. 1935. Борьба с мышами в Азово-Черноморском и Северокавказском краях в 1933—1934 гг. борн. «Борьба с грызунами в степях Предкавказья». Ростов/Дон, стр. 7.—42. Middleton A.D. 1930. Cycles in the number of british voles (Microtus) «J. of Ecology». v. XVIII, N 1, February, Cambridge, p. 156.—43. Наумов Н. И. 1934. Определение возраста белки (Scurus vulgaris L.) Ученые записки МГУ, вып. 2, стр. 275.—44. Николаевский Л. А. 1918. Microtus arvalis caucasicus. «Вестник шанявцев», № 1.—45. Пидопличка И. Г. 1925. Дрібни мамологичні замітки. Лист боротьбы з шкидиниками, 4 3 стр. 26.—46. Пидопличка И. Г. 1928. Хомячки виду Cricetulus migratorius Pall. Труды фіз. Мат. Відділу Вуан, т. VI, стр. 411.—47. Пидопличка И. Г. 1930. Шкдливі гризуни правобережного лісостепу та значіння окремих груп у с.-господарстві. Киевск. крайова с.-г. досл. станции, Відд. эколог. Вып., 63, стр. 1.—48. Покровская М. П, 1935. К вопросу о бактериологическом методе истребления мышей стрептококками, выделенными в условиях спонтанной эпизоотии. «Сб. Борьба с грызунами в степях Предкавказья». Ростов/Д. стр. 63.—49. Попов Б. М. 1932. Сипуха (Tyto alba guttata Brehm.) Та її їжа в заповіднику „Коча-Заспа". Матер. до порайонова вивченне дробних звірів, та птахів, що ними живляться. Вып. 1, Вуан, Киев, стр. 81.—50. Ranson R. M. 1934. The field vole (Microtus) as a laboratory animal J. Animal Ecology, v. 3, N 1—51. Ралль Ю. 1931. К зимней биологии песчанки (Gerbillus tamaricinus Pall) и других грызунов окрестностей г. Урды. «Вестн. микр. и эпидемиол.», т. X, № 2, стр. 189.—52. Родионов З. С. 1924. Биология общественной полевки и опыты борьба с нею в Закавказье. Ленинград.—53. Розинг Б. Л. 1924. Теплота в природе и жилище. Л.—54. Rorig und Knoche. 1916. Beiträge zur Biologie der Feldmause (Microtus arvalis). Arb. aus der Kaiserl Biolog. Anstalt für Land und Forstwirtschaft. B IX. H» 3.—55. Свириденко П. А. 1923. Массовое размножение грызунов на юго-востоке России и меры борьбы с ними. Изд. Уполнаркомзема Ростов/Д., стр. 1—17.—56. Свириденко П. А. 1934. Размножение и гибель мышевидных грызунов. Труды по защите растений, IV, 3.—57. Семенов Н. М. 1931. К биологии степной пеструшки (Lagurus lagurus Pall) и к опытам борьбы с ними.—58. Sewertzoff S. A. 1934. Von Massenwechsel bei den Wildtieren Biol. Zentralbl. Bd. 34, H. 7/8, в. 337.—59. Scheffer T. H. 1924. Notes on the breeding of Peromyscus «J. of Mammalogy», v. 5, p. 258.—60. Стрельников И. 1933. Физиологические основы экологии грызунов. Сборник ВИЗР, № 7, стр. 72.—61. Sumner F. B. 1922. Longevity in Peromyscus. «J. of Mammalogy», vol. 3, N 2, p. 79.—62. Sumner F. B. 1932. Genetic, distributional and evolutionary studies of the subspecies of deer mice (Peromyscus) Bibliogr. Genetica, IX.—63. Topley W. 1926. Three Milroy lectures on experimental epidemiology. The Lancet, March 6, 13, and 27.—64. Webster L. 1923. Contribution to the manner of spread of mouse typhoid infection. «J. of Exper. Medic., v. 37, № 2, p. 269.—65. Wilson E. B. 1926. Empiricism and rationalism. Science, N 1646.—66. Варшавский С. Н. 1935. Передвижения мышевидных грызунов. «Вестн. микр. и эпид.». (В печати).—67. Виноградов Б. С. 1934. Материалы по динамике фауны мышевидных грызунов СССР. (Историч. обзор массовых размножений) Изд. ОБВ. Л. 1934, стр. 62—68. Волчанецкий И. Б. 1929. К биологии степного хорька (Putorius eversmanni Less). Матер. к. позн. фауны Н. Поволжья вып. III, Саратов, стр. 103.

ON THE CAUSES OF THE FLUCTUATIONS IN NUMBERS OF MOUSE-LIKE RODENTS

by N. Kalabuchow

(Laboratory of Ecology, Institute of Zoology, Moscow University)

1. Author gives a review of recent data on the ecology of mice and voles, especially those on the breeding, mortality and migrations, both under experimental and natural conditions. These data led us to conclude that the mouse-like rodents in the optimal conditions have the ability to breed throughout the year (see table 1, 2 and 3).

The short time intervals between the births (see table 4 and 5) the great number of individuals born, and the sufficient duration of life of

adult animals (see table 6 and fig. 1) bring the geometric progression of multiplication in mice and voles under experimental conditions (see tables 7 and 8 fig. 2), so as in periods of mass appearance of these animals.

2. However under natural conditions are present factors of enviromental resistance, decreasing birth rate and increasing mortality of rodents between the periods of their mass appearance (see tables 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15 and 16 and fig. 3, 4 and 5).

These investigations permit us to conclude, that the natural factors restricting the size of populations to a „normal" value (between the periods of a mass appearance) operate through an extreme increase of the death-rate.

3. Among the factors (meteorologial conditions, epizootics and the activity of predatory birds and mammals) the first group possessing an occasional character, is relatively unimportant. The epizootics do not play any remarcable part in the mortality of rodents between the periods of their mass appearance because the density of population in these periods is very low. The only efficient factor restricting the size of the population of rodents to its „normal" value are the predatory birds and mammals (see table 17 and 18).

4. The obtained data on the migrations of rodents (see table 19, 20 and fig. 6) permit us to conclude that the rodents do not remove from their dwelling places at the distance more than 0,5 — 1 klm, but their migrations even on the short distance increase the death-rate from the predatory birds or mammals.

The oftener and the longer are the migrations of the rodents from their dwelling places—the more is the probablity of their death from a predator (see data on the page 232 and tabl. 15, 16 and 20).

We can also conclude that the chief cause of migrations of rodents from their dwelling places is the extinction of their vegetable food.

5. The mass appearance of mouse - like rodents is connected with an abundance of the vegetable food, due to the periodic and seasonal variations of climate or to the activity of man. The abundance of food brings the conditions in which the rodents take the availiable food on a small, limited area and do not need to migrate. This limitation of the radius of migration combined with the existence ot covering place due to vegetation, sharply decrease the mortality of rodents from the predators.

6. The decrease of numbers of rodents after a mass appearance is connected with combined action: 1) of the unfavourable climatic factors causing a depression of breeding and influencing the mortality af animals (in a winter season) 2) the epizootics among rodents in the conditions of a high density of the population and 3) the mortality of animals from the predators connected with the necessity of migration under limited food resources.

———

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XIV 1935 г. ВЫП. 2

ИССЛЕДОВАНИЯ НАД БОРЬБОЙ ЗА СУЩЕСТВОВАНИЕ В СМЕШАННЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ

Г. Ф. Гаузе

Лаборатория экологии Института зоологии МГУ

Настоящая работа представляет собой изложение ряда экспериментальных исследований, задачей которых является анализ динамики движения популяций низших организмов. Вместе с тем мы получаем возможность проверить правильность ряда теоретических соображений о процессах борьбы за существование, выдвинутых математиком Вито Вольтера.

I. БОРЬБА ЗА СУЩЕСТВОВАНИЕ МЕЖДУ ДВУМЯ ВИДАМИ, ПРИНАДЛЕЖАЩИМИ К ОДИНАКОВОЙ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ НИШЕ

Когда в микрокосмосе с ограниченными запасами энергии (сохраняющимися на определенном уровне) совместно существуют два вида, питающиеся одинаковой пищей, то они конкурируют друг с другом за использование этой пищи. Процесс конкуренции может быть выражен такими диференциальными уравнениями:

$$\left.\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= b_1 N_1 \frac{K_1 - N_1 - \alpha N_2}{K_1} \\ \frac{dN_2}{dt} &= b_2 N_2 \frac{K_2 - N_2 - \beta N_1}{K_2} \end{aligned}\right\} \quad \ldots (1)$$

где N_1, N_2 — числа особей (или биомассы) первого и второго вида; b_1, b_2 — коефициенты размножения (коефициенты потенциально возможного геометрического роста), K_1, K_2 — максимальные биомассы видов при росте отдельно, α, β — коефициенты борьбы за существование. Здесь выражение $\frac{K_1 - N_1 - \alpha N_2}{K_1}$ характеризует неиспользованную возможность роста для первого вида в смешанной популяции, а коефициент α показывает степень влияния единицы биомассы второго вида на неиспользованную возможность роста первого.

Следующим этапом теоретической разработки проблемы является анализ системы уравнений (1), который должен позволить нам сделать выводы о результатах борьбы за существование. Качественное интегрирование этой системы было произведено Вольтерра и Лотка при допущении, что $\alpha = \frac{1}{\beta}$. Смысл этого допущения состоит в том, что оба вида потребляют одно и то же питательное вещество или,

если они питаются смешанным кормом, то поглощают в той же самой пропорции отдельные компоненты диеты. В самом деле если особь второго вида потребляет в два раза большее количество пищи, чем особь первого, и они питаются одной и той же пищей, то влияние особи второго вида на неиспользованную возможность роста первого будет в два раза более сильным, чем влияние первого вида самого на себя (α будет равна 2). Но тогда особь первого вида будет в два раза слабее влиять на неиспользованную возможность роста второго вида, чем этот вид влияет сам на себя

$$\left(\beta = \frac{1}{2}\right).$$

Оценивая это ограничение с более широкой точки зрения, мы можем сказать, что здесь дело идет о видах, принадлежащих к одинаковой экологической нише в микрокосмосе, т. е. совпадающих друг с другом в пище, привычках и образе жизни. Если же виды принадлежат к различным нишам и наряду с общим кормом каждому из них доступен какой-нибудь специфический корм, который не может быть добыт или усвоен другим видом, то влияние их друг на друга будет более слабым (напр. $\alpha = \frac{1}{10}$ и $\beta = \frac{1}{10}$). Во всяком случае α теперь уже не будет равна $\frac{1}{\beta}$.

Мы можем сейчас произвести качественное интегрирование системы уравнений (1) при любых значениях параметров, т. е. исследовать течение процесса борьбы за существование между видами, принадлежащими как к той же самой, так и к различным экологическим нишам в микрокосмосе. Применение метода Пуанкаре показывает, что возможны следующие случаи:

1°. Если $\alpha > \frac{K_1}{K_2}$ и $\beta > \frac{K_2}{K_1}$, то либо первый вид вытеснит второй до конца либо второй вид вытеснит первый до конца, в зависимости от количественного соотношения между видами в начале процесса борьбы за существование.

2°. Если $\alpha < \frac{K_1}{K_2}$ и $\beta < \frac{K_2}{K_1}$ (условие принадлежности видов к различным нишам, так как оно может выполняться лишь при $\alpha \neq \frac{1}{\beta}$), то они будут совместно существовать бесконечно долго.

3°. Если $\alpha < \frac{K_1}{K_2}$ и $\beta > \frac{K_2}{K_1}$, то останется только N_1.

4°. Если $\alpha > \frac{K_1}{K_2}$ и $\beta < \frac{K_2}{K_1}$, то остается только N_2 при любых начальных соотношениях между видами. В случаях 3° и 4° мы имеем дело с видами одинаковой ниши.

Чтобы получить наглядное представление о четырех типах процессов борьбы за существование, мы можем изобразить их графически, воспользовавшись методом изоклин. Так, если мы будем откладывать по абсциссам концентрацию вида N_1, а по ординатам N_2, то, исследовав изменение соотношений между ними, мы получим отчетливую картину движения смешанной популяции. Кривые, которые мы будем чертить на плоскости N_1N_2, и будут интегральными кривыми уравнения (I). В определенных точках касательные к этим интегральным кривым будут например горизонтальны, в других — вертикальны или

направлены под углом 45°. Мы можем легко теоретически рассчитать положение изоклины например горизонтальных касательных, т. е. геометрического места точек, в которых касательные к интегральным кривым горизонтальны. Пользуясь расположением изоклин, можно теоретически установить движение и самих интегральных кривых.

Разделив второе уравнение системы (1) на первое мы получаем:

$$\frac{dN_2}{dN_1} = \frac{b_2 N_2 \dfrac{K_2 - N_2 - \beta N_1}{K_2}}{b_1 N_1 \dfrac{K_1 - N_1 - \alpha N_2}{K_1}}$$

Таким образом изоклина горизонтальных касательных $\frac{dN_2}{dN_1} = 0$ будет иметь место, когда числитель равен нулю, и отсюда ее уравнение: $N_2 = K_2 - \beta N_1$. Следовательно эта изоклина представляет собой прямую линию, начальная ордината которой определяется величиной K_2, угол наклона — коефициентом борьбы за существование β, и при $N_2 = 0$ ее абсцисса равна $\frac{K_2}{\beta}$. Соответственно уравнение изоклины вертикальных касательных будет: $N_1 = K_1 - \alpha N_2$.

Мы можем теперь сказать, что четыре условия, написанные нами выше, определяют четыре типа относительного расположения этих изоклин, которые графически изображены на рис. 1. В первом случае изоклина горизонтальных касательных пересекается с осью абцисс ближе K_1, и изоклина вертикальных касательных пересекается с осью ординат ниже K_2. В результате могут иметь место два стационарных состояния: или остается только вид N_1 или только N_2, в зависимости от начального состояния системы. Случаи 3° и 4° являются наиболее обычными, и они совпадают с исследованиями Вольтерра и Лотка. Здесь один вид при любом начальном состоянии системы вытесняет другой до конца. С точки зрения картины интегральных кривых мы здесь как бы подняли одну изоклину, оставив другую без изменения. Наконец в случае 2° мы как бы одновременно поднимаем обе изоклины и в результате возникает устойчивое состояние (узел) при пересечении изоклин, характеризующее возможность совместного существования обоих видов бесконечно долгое время. Теоретическая возможность такого состояния была также указана Лотка (1932).

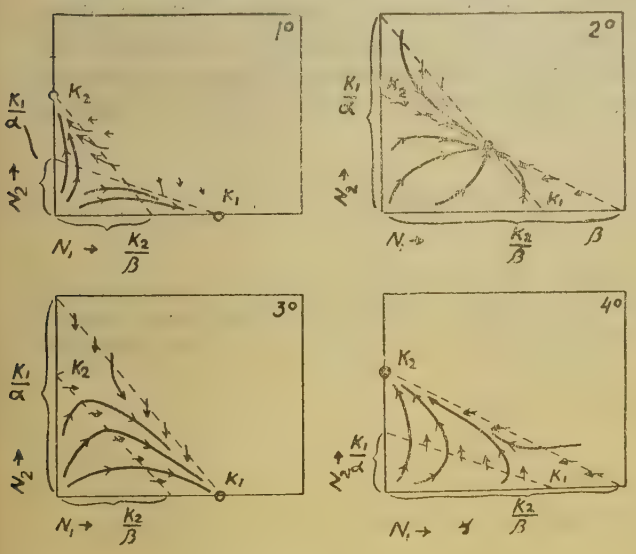


Рис. 1

Мы в дальнейшем увидим, что в биологических ассоциациях имеют место значительно более сложные процессы, чем мы предположили в уравнении (1).

Рассмотрим в связи с этим некоторые особенности, характерные для поставленных нами опытов и для тех процессов, которые про-

исходят в природных условиях. Как ясно видно на рис. 1, случай 3°, процесс конкуренции между двумя видами, выражаемый уравнением (1), распадается на два этапа: вначале оба вида возрастают до тех пор, пока вся пищевая энергия микрокосмоса не будет ими захвачена. После этого начинается процесс собственно вытеснения одним видом другого. Уравнение (1) предполагает, что при процессе вытеснения одним видом другого из насыщенной популяции их свойства (коефициенты b, a и т. д.) сохраняются теми же самыми, что и в начале роста в почти незанятом микрокосмосе. Как раз для биологических ассоциаций это условие часто неприменимо: мы увидим, что свойства особей определенного вида могут меняться по мере роста популяции под влиянием скученности. В результате процесс вытеснения будет регулироваться совершенно другими диференциальными уравнениями, чем те, которые оказывались справедливыми для процесса роста. Здесь может иметь место даже полное обращение процесса: вид, который обладал преимуществом перед другим в ряде коефициентов при росте в мало населенном микрокосмосе, может уступать ему в тех же коефициентах в условиях большой скученности популяции.

Чтобы избежать этого затруднения, мы производили частые и небольшие разреживания насыщающей популяции. В результате популяция все время находилась в процессе роста, и таким образом преимущества видов друг перед другом не так искажались. Такие колебания плотности обычно имеют место и в природе, где популяция не сохраняется строго стационарной. Мы можем теперь ввести эти разреживания в наши уравнения. При росте каждого вида отдельно мы будем иметь:

$$\frac{dN}{dt} = bN\ \frac{K-N}{K} - mN, \qquad \ldots\ldots (2)$$

где m — коефициент разреживания (0,1, 0,2, 0,3 от N и т. д.; вообще $m < 1$ и > 0) в единицу времени. После интегрирования выражения (2) мы получаем уравнение свободного роста вида при разреживании:

$$N = \frac{\frac{K}{b}(b-m)}{1+e^{a+(b-m)t}} \qquad \ldots\ldots\ldots (3)$$

которое при отсутствии разреживания ($m=0$) превращается в уравнение:

$$N = \frac{K}{1+e^{a+bt}} \qquad \ldots\ldots\ldots (3')$$

Нетрудно видеть, что по своему типу уравнение (3) совпадает с (3′). Верхняя асимптота здесь равна $\frac{K}{b}(b-m)$, если K — асимптота при свободном росте без разреживания. Это обстоятельство чрезвычайно облегчает практические расчеты. Имея экспериментальные наблюдения над ростом популяции при разреживании, мы легко можем по обычным формулам (Гаузе, 1934) вычислить коефициент геометрического роста. Так как согласно уравнению (3) этот коефициент равен $b-m$, а m (разреживание) нам известно, то мы легко можем установить коефициент размножения (b) и насыщающую популяцию (K), которые имели бы место в отсутствии разреживания популяции.

Переходя к росту смешанной популяции из двух видов, мы можем ввести в систему уравнений (1) фактор разреживания m. При этом в опытах мы производим пропорциональное разреживание обоих видов, избегая какого-либо преимущественного истребления одного из них ($m_1 = m_2$). В результате:

$$\left.\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= b_1 N_2 \frac{K_1 - N_1 - \alpha N_2}{K_1} - mN_1 \\ \frac{dN_2}{dt} &= b_2 N_2 \frac{K_2 - N_2 - \beta N_1}{K_2} - mN_2 \end{aligned}\right\} \quad \ldots (4)$$

При такой постановке опытов процесс борьбы за существование начинает в более сильной степени, чем раньше, зависеть от соотношения коефициентов размножения видов b_1 и b_2. Мы это часто наблюдаем экспериментально: при небольших разреживаниях популяций часто вытесняемым оказывается тот вид, который обладает меньшим коефициентом размножения и успевает в меньшей степени, чем другой, восполнить свои потери в процессе элементарных разреживаний.

В случае системы (4) коефициент b будет входить в уравнение изоклины горизонтальных касательных: $N_2 = K_2\left(1 - \frac{m}{b_2}\right) - \beta N_1$, и вертикальных касательных: $N_1 = K_1\left(1 - \frac{m}{b_1}\right) - \alpha N_2$. Условия четырех различных типов процессов борьбы за существование будут теперь таковы:

$$1^\circ \quad \frac{\alpha}{1 - \frac{m}{b_1}} > \frac{K_1/K_2}{1 - \frac{m}{b_2}} \text{ и } \frac{\beta}{1 - \frac{m}{b_2}} > \frac{K_2/K_1}{1 - \frac{m}{b_1}}$$

$$2^\circ \quad \frac{\alpha}{1 - \frac{m}{b_1}} < \frac{K_1/K_2}{1 - \frac{m}{b_2}} \text{ и } \frac{\beta}{1 - \frac{m}{b_2}} < \frac{K_2/K_1}{1 - \frac{m}{b_1}}$$

$$3^\circ \quad \frac{\alpha}{1 - \frac{m}{b_1}} < \frac{K_1/K_2}{1 - \frac{m}{b_2}} \text{ и } \frac{\beta}{1 - \frac{m}{b_2}} > \frac{K_2/K_1}{1 - \frac{m}{b_1}}$$

$$4^\circ \quad \frac{\alpha}{1 - \frac{m}{b_1}} > \frac{K_1/K_2}{1 - \frac{m}{b_2}} \text{ и } \frac{\beta}{1 - \frac{m}{b_2}} < \frac{K_2/K_1}{1 - \frac{m}{b_1}}$$

Эти условия позволяют нам рассчитать тип процесса конкуренции, если мы знаем величины α, β, K_1 и K_2 при отсутствии разреживания и задаем в качестве условия определенную величину разреживания. Если же эти параметры относятся не к отсутствию разреживания, а были вычислены по уравнению (1) для экспериментальных кривых с определенным разреживанием, то поправок вводить не следует и можно пользоваться прежними элементарными выражениями[1].

Нам следует более детально рассмотреть биологический смысл условий 3° и 4°, характеризующих конкуренцию между видами при-

---

[1] Приводя уравнение (4) к форме (1), мы получаем поправочные коефициенты. При расчетах наблюдений по уравнению (1) они входят автоматически.

надлежащими к одинаковой экологической нише. Мы написали, что если $\alpha < \frac{K_1}{K_2}$ и $\beta > \frac{K_2}{K_1}$, то первый вид (N_1) до конца вытеснит второй (N_2), а если $\alpha > \frac{K_1}{K_2}$ и $\beta < \frac{K_2}{K_1}$, то второй вид до конца вытеснит первый. Благодаря каким биологическим преимуществам будет происходить вытеснение? Допустим попрежнему, что особь второго вида потребляет в два раза большее количество пищи, чем особь первого. Тогда, если $K_1 = 100$ особям, то за счет того же количества пищи второй вид дает $K_2 = 50$ особям. Следовательно $\frac{K_1}{K_2} = 2$, и $\frac{K_2}{K_1} = \frac{1}{2}$. Если теперь влияние второго вида на первый не только равно 2, а больше 2 $\left(\alpha > \frac{K_1}{K_2} \text{ и } \alpha = \frac{1}{\beta}\right)$, то он будет вытеснять первый вид. Иными словами, он должен не только отнимать пищу, но как бы и „подтравливать" первый вид (например продуктами жизнедеятельности), как мы это действительно наблюдали у дрожжевых клеток (Гаузе, 1934).

Может показаться странным, что мы еще ничего не сказали о преимуществе одного вида перед другим в темпе размножения (коефициенты b_1 и b_2), которое, как показывает опыт, часто имеет решающее значение. Это связано с тем, что мы рассматривали условия вытеснения одного вида другим из стационарной популяции, тогда как решающая роль темпа размножения может проявиться лишь при колебании плотности популяции (например при разреживании). Для получения конкретного представления здесь проще всего рассмотреть простой числовой пример. Примем попрежнему, что мы имеем два вида: N_1 и N_2, у которых $K_1 = 100$, $K_2 = 50$, $\frac{K_1}{K_2} = 2$, $\frac{K_2}{K_1} = \frac{1}{2}$, $\alpha = 3$ (второй вид „подтравливает" первый) и $\beta = \frac{1}{3}$. Тогда для стационарной популяции $3 > 2$ и $\frac{1}{3} < \frac{1}{2}$. Иными словами, второй вид вытеснит первый до конца. Если мы теперь предположим (как это действительно наблюдалось у дрожжевых клеток, Гаузе, 1934), что первый вид размножается гораздо быстрее второго ($b_1 = 3$, $b_2 = 0{,}3$) и разреживание популяции в единицу времени составляет 0,2, то мы можем написать $\frac{3}{0{,}933} < \frac{2}{\frac{1}{3}}$ и $\frac{\frac{1}{3}}{\frac{1}{3}} > \frac{\frac{1}{2}}{0{,}933}$. Следовательно система перейдет из типа 4° в тип 3°, и первый вид при разреживании вытеснит второй до конца, вместо того чтобы исчезнуть из популяции.

После краткого теоретического анализа системы диференциальных уравнений конкуренции мы можем перейти к экспериментальному исследованию ассоциаций такого рода.

Остановимся прежде всего на технической стороне вопроса. В качестве материала для исследований мы воспользовались различными видами простейших, которые исключительно удобны для этой цели. Простейшие легко и быстро размножаются в лабораторных условиях, и в течение короткого промежутка времени мы можем исследовать большое число поколений. Однако для получения отчет-

ливых результатов здесь необходима далеко идущая стандартизация условий культивирования. На всех деталях этой последней мы уже останавливались в другом месте (Гаузе, 1934) и сейчас мы отметим только некоторые особенности, характерные для наших новых опытов.

Простейшие разводились нами обычно в центрифужных пробирках или баночках, которые содержали 5 см³ питательной среды. Последняя представляла собой буферный солевой раствор, приготовленный на бидестилированной воде с точно известными и постоянными физико-химическими условиями. В раствор помещались бактерии определенного вида для питания простейших (а также дрожжи или смесь бактерий с дрожжами) и в определенной концентрации, которые снимались платиновой петлей с твердой среды. Плотность дрожжей при этом легко контролировать под счетами в камере Тома под микроскопом. Опыты ставились в термостате при постоянной температуре.

В опытах с конкуренцией двух видов нам необходимо поддерживать физико-химический и пищевой режим микрокосмоса на определенном уровне, чтобы создать возможность для обитания некоторой постоянной насыщающей популяции простейших (K) бесконечно долгое время. Для этого пробирки помещались в центрифугу, центрифугировались в течение 2 минут, жидкость над осевшими инфузориями отсасывалась пипеткой и доливалась новая питательная среда. Через два дня производилось сверх того еще промывание микрокосмоса солевым раствором (Гаузе, 1934). Ежедневно перед сменой корма производились подсчет числа инфузорий в определенном объеме жидкости и разреживание популяции (обычно удалялась 0,1 часть).

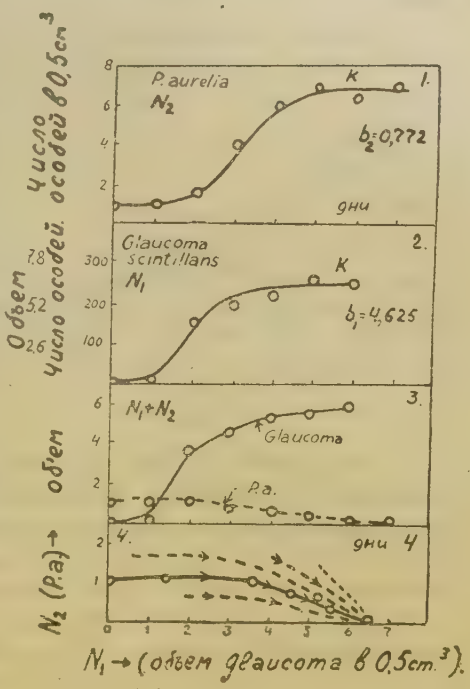


Рис. 2

Для того чтобы получить общее представление о процессе борьбы за существование между двумя видами, мы приведем здесь результаты опыта, поставленного с двумя инфузориями, Paramaecium aurelia и Glaucoma scintillans. Они культивировались в баночках на безбуферной солевой среде Остергаута (Гаузе, 1934) с взвесью дрожжевых клеток, Schizosacharomyces pombe, служивших для питания инфузорий. Опыт велся при 24° и ежедневно отбрасывалось 0,2 популяции.

Нетрудно видеть, что P. aurelia отдельно (рис. 2,[1]) возрастает вначале в геометрической прогрессии, а затем достигает насыщающего уровня (K). Этот последний невелик, так как культивирование в баночках для P. aurelia не вполне благоприятно. Glaucoma является более мелким видом, и поэтому с точки зрения числа особей уровень ее насыщающей популяции более высок. Однако если мы вычислим объем особей и приведем его к объему P. aurelia, то уровни популяций у них будут почти совпадать друг с другом (рис. 2,[2]), так как 38,5 особей Glaucoma имеют тот же объем (и следовательно биомассу), что 1 особь P. aurelia.

Самым интересным здесь является то, что темп размножения мелкой Glaucoma (b_1=4,625 единиц и биомассы в день) значительно превосходит темп размножения P. aurelia (b_2 = 0,772). В результате в смешанной популяции (рис. 2, [3]) Glaucoma успевает захватить все пищевые ресурсы микрокосмоса к тому времени, когда P. aurelia только еще начинает расти, и в дальнейшем в процессе элементарных колебаний популяции полностью вытесняет ее. Если мы нанесем концентрацию P. aurelia (N_2) на оси ординат и Glaucoma (N_1) на оси абсцисс (рис. 2, [4]), то получим картину борьбы за существование, в общем совпадающую с типом 3° (рис. 1). Один вид благодаря своим преимуществам вытесняет другой до конца.

От общей картины мы можем перейти к более детальному исследованию процесса вытеснения. В описанном выше опыте «экологическая ниша» P. aurelia полностью входила в экологическую нишу Glaucoma: этот последний вид мог питаться той же самой пищей на той же самой территории и при этом по своим свойствам очень сильно превосходил P. aurelia. Классическим примером совпадения ниш и при этом лишь очень небольшого превосходства одного компонента перед другим являются два близких вида Paramaecium caudatum и P. aurelia. Они настолько похожи друг на друга по своему общему виду и поведению (отличаясь лишь размерами тела и строением ядерного аппарата), что раньше ошибочно считались двумя расами одного и того же вида. При небольшом превосходстве одного компонента перед другим динамика процесса борьбы за существование проявляется особенно отчетливо, и мы недавно произвели детальное исследование роста смешанной популяции этих двух видов (Гаузе, 1934). Сейчас мы можем воспользоваться полученными результатами для некоторых количественных расчетов.

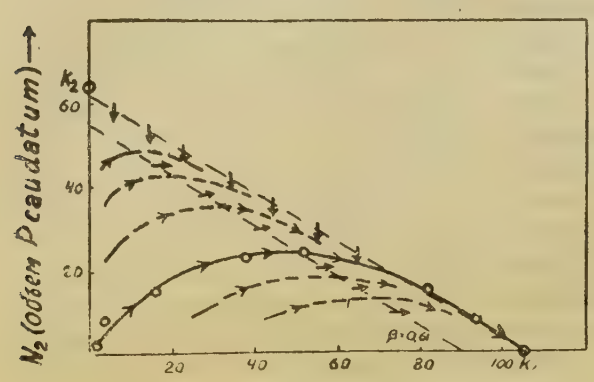


Рис. 3

На рис. 3 приведена кривая роста смешанной популяции, причем концентрация P. aurelia (N_1) нанесена на оси абсцисс, а P. caudatum (N_2)—на оси ординат. Так как отличия между видами здесь невелики, то вначале имеет место рост концентрации обоих компонентов—того, который останется (N_1), и того, который будет вытеснен (N_2). Лишь после того как пищевые ресурсы микрокосмоса уже захвачены обоими видами, начинается непосредственно процесс вытеснения, и в конце концов остается чистая популяция P. aurelia. Исследование, произведенное нами раньше, показало, что P. aurelia в условиях этих опытов обладает рядом преимуществ перед P. caudatum,—она более продуктивно использует пищевые ресурсы ($K_1 > K_2$) и имеет больший коефициент размножения ($b_1 > b_2$).

Так как все коефициенты борьбы за существование нам здесь известны (табл. 1), то мы легко можем рассчитать теоретически по приведенным выше формулам, к какому типу борьбы за существование относится этот случай. При этом мы допускаем небольшое дополнительное разреживание (m=0,1) сверх экспериментального. Соответствующие вычисления показывают (табл. 1), что перед нами тип 3°. Здесь выполняется условие принадлежности видов к одной и той же экологической нише: первый член меньше второго

Таблица 1

Характеристики роста смешанной популяции P. caudatum и P. aurelia на буферной среде Остергаута с Bacillus pyocyaneus по опытам Гаузе (1934)

Характеристика	P. aurelia (N_1)	P. caudatum (N_2)
K	105	64
b	1,1244	0,794
α*	1,64	
β*	0,61	
m	0,1	
$\frac{\alpha}{1-\frac{m}{b_1}}$ и $\frac{K_1/K_2}{1-\frac{m}{b_2}}$	$1{,}80 < 1{,}88$	
$\frac{\beta}{1-\frac{m}{b_2}}$ и $\frac{K_2/K_1}{1-\frac{m}{b_1}}$	$0{,}70 > 0{,}67$	

Таблица 2

Характеристики роста смешанных популяций по опытам Гаузе (1934). Разреживания популяции не производилось, и исследовался лишь первый цикл роста

Система	α и K_1/K_2	β и K_2/K_1	Тип
1. Дрожжи Saccharomyces cerevisiae и Schizosaccharomyces kephir (анаэробные условия)	$3{,}15 > 2{,}24$	$0{,}439 < 0{,}446$	4°
2. Дрожжи Saccharomyces cerevisiae и Schizosaccharomyces kephir (аэробные условия)	$1{,}25 < 1{,}42$	$0{,}850 > 0{,}704$	3°

и третий больше четвертого. Это является отражением того факта, что коефициент α равен здесь $\frac{1}{\beta}$. Иными словами, пищевые ресурсы микрокосмоса совершенно одинаково доступны обоим видам, и нет никаких запасов, которые в силу биологических особенностей питания были бы более доступны одному из них. В результате теоретически мы должны ожидать исчезновения вида N_2, который является менее приспособленным. Это заключение полностью совпадает с результатами эксперимента (рис. 3).

Для сравнения мы сопоставили на табл. 2 значения характеристик, определяющих принадлежность системы к тому или иному типу борьбы за существование для некоторых изученных нами раньше случаев (Гаузе, 1934). Мы здесь попрежнему имеем дело с типами 3° и 4°, т. е. с системами видов, принадлежащих к одной и той же экологи-

* Для последних этапов роста, на которых и происходит вытеснение (см. Гаузе, 1934).

ческой нише. Само собой разумеется, что это следует понимать только в том смысле, что в обстановке наших опытов экологические ниши видов совпадали. При изменении условий культивирования (например введении дополнительной пищи, которой в силу биологических особенностей может питаться только один из видов) мы можем принципиально изменить тип борьбы за существование.

Нетрудно видеть, что мы исследовали до сих пор течение процесса конкуренции между двумя видами за общую пищу, исходя из строго определенного начального состояния системы. Во всех случаях в пустой микрокосмос вносилось небольшое (и при этом равное) количество обоих видов. Можем ли мы обобщить получаемые при этом результаты на любые начальные состояния системы? В следующей главе мы дадим ясное доказательство невозможности таких обобщений, так как система кривых N_1N_2 может распадаться на несколько зон, в которых господствуют различные осложняющие обстоятельства и создают таким образом неодинаковую обстановку для конкуренции.

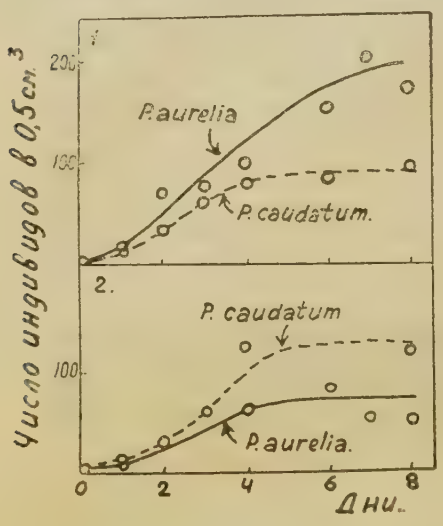


Рис. 4

Сейчас мы лишь хотели бы дать иллюстрацию того, как на различных этапах роста популяции соотношения между биологическими свойствами двух видов могут претерпевать фундаментальные изменения. Так, в работе Гаузе, Настюковой и Алпатова (1934) было показано, что P. aurelia является значительно более стойкой, чем P. caudatum, к угнетающему влиянию продуктов жизнедеятельности.

Результатом меньшей чувствительности P. aurelia является следующая закономерность: если питательная среда содержит продукты жизнедеятельности микроорганизмов, то P. aurelia размножается лучше, чем P. caudatum. Так, в приведенных выше опытах с ростом смешанной популяции этих двух видов в качестве пищи применялись патогенные бактерии Bacillus pyocyaneus линии А, разводившиеся на агар-агаре и вносившиеся платиновой петлей в солевой раствор. Ядовитые продукты жизнедеятельности, выделявшиеся этой бактерией в небольшом количестве в солевой раствор, создавали относительно более благоприятные условия для роста P. aurelia, чем P. caudatum.

Опыт показывает, что если мы подберем подходящий корм и избавимся от продуктов жизнедеятельности путем частого центрифугования и смены среды, а также промывания микрокосмоса чистым солевым раствором, то P. caudatum может размножаться лучше P. aurelia и в результате при разреживании микрокосмоса будет вытеснять последнюю. Таким образом экологическая обстановка совершенно изменяет направление процесса борьбы за существование. На рис. 4 изображены результаты соответствующего опыта, который был поставлен на буферной (pH=7,5) солевой среде Остергаута, содержащей в качестве пищи дрожжи Saccharomyces exiguus и бактерии B. pyocyaneus линии B (которая менее ядовита, чем A) в равной концентрации (25°C). В первой серии среда была предварительно биологически изменена и содержала добавочное количество продуктов жизнедеятельности парамеций, во второй же она была свежей; коли-

чество пищи было одинаково в обеих сериях. В результате на биологически измененной среде P. aurelia росла лучше P. caudatum, а на чистой P. caudatum лучше P. aurelia.

Этот опыт показывает, что под влиянием скученности накопления продуктов жизнедеятельности соотношения между биологическими свойствами видов могут совершенно обратиться. Тот вид, у которого вначале рождаемость сильнее превосходит смертность, в насыщающей популяции может оказаться более слабым в этом отношении. В результате для первых этапов роста популяции мы должны будем написать одно диференциальное уравнение конкуренции, а для последующих—совершенно другое. Средством упрощения обстановки является применявшаяся нами техника экспериментирования: путем небольших разреживаний мы все время держим популяцию в состоянии роста, и таким образом для нее все время оказывается справедливым одно и то же диференциальное уравнение.

2. БОРЬБА ЗА СУЩЕСТВОВАНИЕ МЕЖДУ ДВУМЯ ВИДАМИ, ПРИНАДЛЕЖАЩИМИ К РАЗЛИЧНЫМ ЭКОЛОГИЧЕСКИМ НИШАМ

До сих пор мы ставили опыты в одной определенной экологической нише, причем один из видов обладал некоторым преимуществом перед другими. Сейчас нам предстоит обратиться к экспериментальному исследованию сложных микрокосмосов, которые приближаются к тому, что обычно имеет место в природных условиях. В состав такого микрокосмоса входят по меньшей мере две экологических ниши, и протекает конкуренция между двумя видами, каждый из которых в своей специфической нише обладает некоторым преимуществом перед другим.

Материалом для экспериментов служили 3 вида инфузорий, два из которых—P. caudatum и P. aurelia—принадлежат к одной экологической нише, а третий—Paramaecium bursaria—к совершенно другой. В первой серии опытов исследовалась смешанная популяция P. caudatum и P. bursaria, а во второй—P. aurelia и P. bursaria. Для общего описания экологических ниш этих видов остановимся на технике экспериментирования. Опыты протекали в центрифужных пробирках, содержащих 5 см^3 солевой среды Остергаута (Гаузе, 1934) с буферной смесью (5 см^3 $\frac{m}{20}$ KH_2PO на 100 см^3 среды $+\frac{m}{20}$ KOH до получения pH = 7,5). Солевая среда стерилизовалась, и в нее вносились платиновой петлей пищевые организмы, снятые с твердой среды (обычно смешанный корм, состоящий из одного вида дрожжей, S. exiguus, и одного вида бактерий—B. pyocyaneus), которыми питались парамеции. Ежедневное центрифугирование и смена среды производились, как указано выше. При этом большое внимание обращалось на „стерильность" опытов, т. е. недопущение заражения их посторонними микроорганизмами. Опыты протекали в светлом термостате при 22°.

Как же ведут себя парамеции в таком микрокосмосе? Темная P. bursaria держится преимущественно на дне и по стенкам центрофужной пробирки. Ее темнозеленая окраска зависит от находящихся внутри нее симбиотических водорослей, которые дают ей возможность свободно существовать в условиях недостаточного доступа кислорода на дне пробирки (Принсгейм, 1928). При этом она питается преимущественно дрожжевыми клетками, которые постепенно оседают на дно и легко ей доступны. Эти пищевые ресурсы не могут быть так эфективно использованы P. caudatum, которая держится почти исключительно в верхних слоях жидкости и предпочитает бактериальные компоненты смешанного корма. Само собой разумеется, что

P. bursaria наряду с дрожжами питатся также и бактериями, а P. caudatum наряду с бактериями также и дрожжами, но каждый из них имеет свою специфическую экологическую нишу, в которой он более эфективно использует пищевые ресурсы, чем другой вид, и таким образом они не так сильно мешают друг другу, как виды одинаковых ниш. Опыты с P. bursaria и P. aurelia ставились на корме, состоящем из одних дрожжевых клеток, без бактерий, причем здесь сохранялись те же самые соотношения: P. bursaria более эфективно использует оседающую на дно пищу, а P. aurelia—взвешенную в верхних слоях жидкости (через каждые 12 часов производилось встряхивание пробирок). То же самое оказывается справедливым для P. caudatum и P. bursaria.

Переходя к результатам опытов, отметим, что нами во всех случаях исследовались кривые роста биомассы (объемов) видов, а не числа особей. Для этого путем измерений было установлено, что если объем особи P. caudatum принять за единицу, у P. aurelia (в условиях этих опытов) он составит 0,396, а у P. bursaria 0,405. С помощью этих коефициентов числа особей были пересчитаны на биомассы. Результаты наблюдений приведены в табл. 3 и 4.

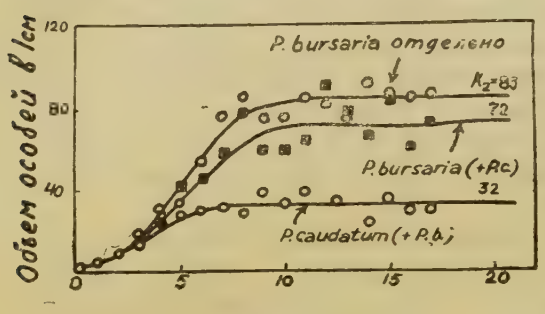


Рис. 5

На рис. 5 изображен рост популяции P. bursaria отдельно и смешанной популяции P. caudatum и P. bursaria на корме, состоящем из одних дрожжевых клеток ($\frac{1}{2}$ петли на 25 см³). Этот опыт может служить хорошей иллюстрацией того, что экологические ниши обоих видов не совпадают. Мы можем рассчитать величину коефициента β, характеризующего влияние P. caudatum (N_1) на неиспользованную возможность роста P. bursaria (N_2). Когда рост биомассы смешанной популяции прекратился, то очевидно, что неиспользованная возможность роста равна нулю: $K_2 - N_2 - \beta N_1 = 0$, или $83 - 72 - \beta 32 = 0$. Отсюда $\beta = 0{,}344$. Иными словами, влияние единицы биомассы P. caudatum составляет только 0,344 влияния P. bursaria самой на себя. Вместе с тем отдельные опыты позволяют заключить, что и P. bursaria почти не угнетает роста P. caudatum. Рис. 5 показывает, что несмотря на ежедневное разреживание популяции, равное 0,2, виды не вытесняют друг друга, и плотность например P. caudatum не изменяется от 7-го до 17-го дня роста. Два вида здесь очевидно могут совместно существовать бесконечно долгое время.

Обратимся теперь к росту P. bursaria и P. caudatum на смешанном корме, состоящем из дрожжей и бактерий. Для получения последнего 25 см³ солевой среды, содержащей $\frac{1}{2}$ петли S. exiguus, сливались с 25 см³, содержащих $\frac{1}{2}$ петли B. pyocyaneus, и таким образом общая концентрация пищевых организмов не превышала $\frac{1}{2}$ петли. На рис. 6 приведены результаты первой серии опытов (здесь применялась B. pyocyaneus линия B). Нетрудно видеть, что при росте отдельно P. caudatum размножается быстрее P. bursaria, однако в смешанной популяции они не вытесняют друг друга и могут совместно существовать несмотря на ежедневные разреживания популяции, равные 0,2. На рис. 7 приведены аналогичные результаты, полученные во второй серии опытов, где в состав пищи входила B. pyocyaneus линия A.

В обеих сериях в пустой микрокосмос вносилось небольшое и равное количество обоих видов, и процесс роста приводил к некоторой устойчивой смешанной популяции.

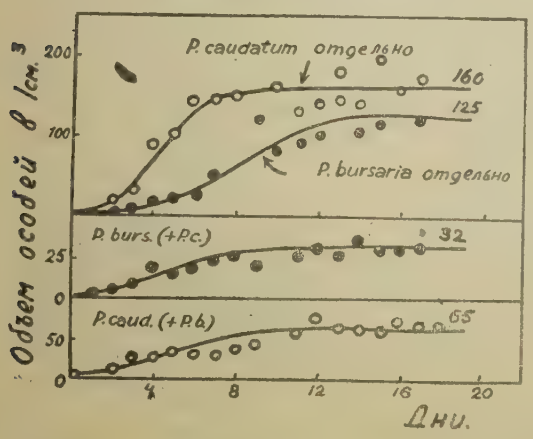


Рис. 6

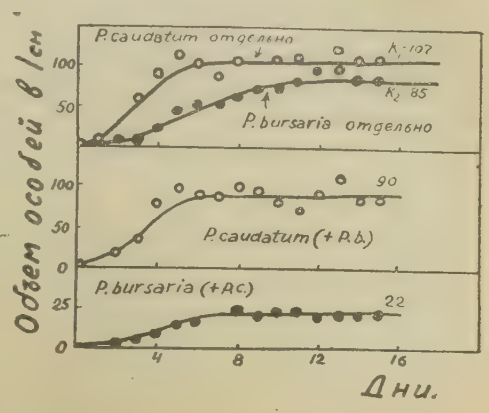


Рис. 7

Таблица 3

Рост популяции P. caudatum и P. bursaria (число особей в 1 см³)

Дни	Пища: S. exiguus		1 серия (пища: S. exiguus +B. pyocyaneus)			2 серия (пища: S. exiguus + B. pyocyaneus)			3 серия (пища: S. exiguus + B. pyocyaneus)				
	P. b.	P. c./P. b.	P. c.	P. b.	P. c./P. b.	P. c.	P. b.	P. c./P. b.	P. c./P. b.	P. c./P. b.	P. c./P. b.	P. c./P. b.	P. c./P. b.
0	4	4/4	4	4	4/4	4	4	4/4	50/8	4/14	4/200	4/104	4/12
1	11	6/12	9	10	9/11	10	7	4/2	68/15	11/150	4/420	3/280	13/27
2	19	7/23	16	10	11/13	9	7	19/9	74/56	10/168	1/400	12/360	28/54
3	44	11/45	31	14	29/25	61	16	38/13	66/52	18/260	25/350	3/250	46/88
4	76	24/72	87	43	28/44	91	54	80/23	53/68	10/260	12/270	10/300	46/106
5	83	7/104	101	44	33/37	132	108	100/36	—	12/290	4/250	2/250	42/160
6	132	28/110	142	62	30/44	106	134	92/40	52/67	12/230	4/260	2/280	46/210
7	186	30/142	144	130	28/60	88	126	88/26	—	20/280	8/320	1/260	48/280
8	212	26/190	150	—	40/66	108	156	101/60	—	12/260	2/300	2/300	46/300
9	180	36/140	120	—	44/42	—	176	96/50	—	16/200	6/250	2/310	42/250
10	184	32/144	160	200	29/27	115	170	80/56	—	12/220	8/255	2/240	41/220
11	206	38/156	130	202	60/61	116	200	72/58	—	—	—	—	—
12	200	44/220	140	260	78/80	100	250	92/47	—	—	—	—	—
13	180	20/188	180	360	61/66	126	252	112/54	—	—	—	—	—
14	225	21/160	140	250	60/86	112	210	82/46	—	—	—	—	—
15	210	34/200	203	290	57/72	112	220	86/52	—	—	—	—	—
16	220	28/144	160	—	70/78	—	—	—	—	—	—	—	—
17	210	28/172	175	290	68/80	—	—	—	—	—	—	—	—

Мы можем теперь рассчитать, выполняется ли здесь условие двунишной популяции или, иными словами, следует ли здесь теоретически ожидать совместного существования двух видов бесконечно долгое время. Для этого мы воспользуемся результатами второй серии опытов, так как в первой серии имеют место некоторые осложняющие обстоятельства. Величины насыщающих популяций (K) здесь взяты прямо с экспериментальных кривых, полученных при определенных разреживаниях, и поэтому при расчетах мы можем применить элементарные формулы (см. § 1). Для установления вели-

Дни	P. aurelia отдельно									P. bursaria отдельно										
	$m=0{,}1$			$m=0{,}2$			$m=0{,}3$			$m=0{,}1$			$m=0{,}2$			$m=0{,}3$			$m=0{,}1$	
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2
0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2/2	2/2
1	6	12	9	6	7	11	7	9	8	4	5	6	6	3	5	6	3	6	8/3	6/3
2	38	19	36	28	26	12	25	23	19	29	27	34	26	24	22	14	25	26	40/32	39/21
3	86	99	115	97	85	30	68	67	26	85	43	67	66	67	47	69	38	56	93/50	71/59
4	185	144	180	204	204	90	168	186	78	156	276	192	90	102	72	104	84	84	170/56	170/110
5	240	282	228	204	168	120	138	246	72	228	252	240	126	168	216	84	126	138	170/120	120/120
6	264	324	254	240	190	250	190	184	70	230	270	320	170	140	190	180	180	100	300/240	220/190
7																				
8	330			234			138			240			210			144			144/186	
9	258	420	294	324	300	210	222	132	133	312	372	366	258	240	228	162	195	150	192/136	264/168
10	378	398	336	260	300	318	280	250	—	290	390	350	310	240	220	150	180	—	200/200	150/240
11	420	430	390	360	310	270	260	320	—	300	340	390	350	240	300	150	180	—	250/220	280/180
12	450	490	490	340	380	400	300	310	—	280	340	400	260	230	230	180	210	—	190/250	260/170
13	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14	539	560	440	430	370	310	240	250	—	280	380	390	250	230	210	130	160	—	230/220	200/180
15	—	600	—	—	350	—	300	—	—	—	380	—	—	330	—	—	170	—	220/190	230/210
16	—	510	—	—	250	—	270	—	—	—	420	—	—	250	—	—	220	—	230/200	250/250
17	—	—	—	—	280	—	310	—	—	—	430	—	—	260	—	—	230	—	250/210	260/220
18	—	—	—	—	290	—	250	—	—	—	400	—	—	300	—	—	230	—	290/230	230/210
19	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
20	—	—	—	—	300	—	200	—	—	—	420	—	—	280	—	—	240	—	270/270	280/220
21	—	—	—	—	280	—	180	—	—	—	430	—	—	270	—	—	260	—	250/310	220/240
22	—	—	—	—	220	—	160	—	—	—	480	—	—	300	—	—	270	—	160/200	200/230
23	—	—	—	—	350	—	160	—	—	—	570	—	—	330	—	—	310	—	200/320	250/250
24	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
25	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
26	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

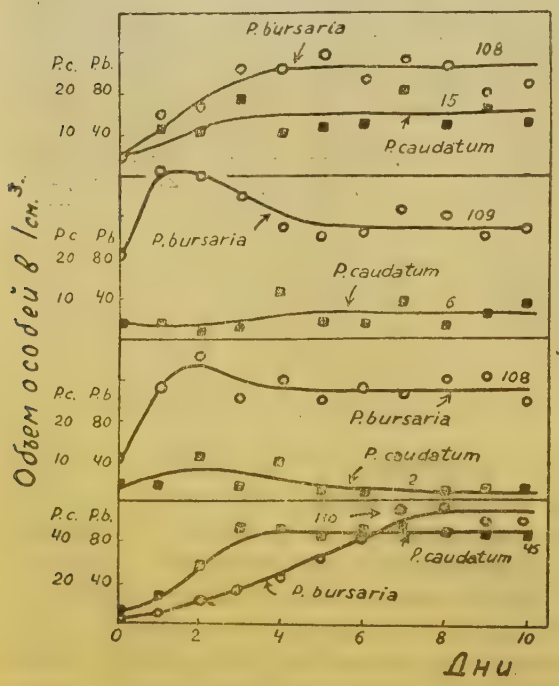


Рис. 8

чины коефициентов борьбы за существование α и β мы будем считать, что в момент окончания роста смешанной популяции неиспользованная возможность роста равна нулю: $107-90-\alpha\cdot 22=0$ и $85-22-\beta\cdot 90=0$. Отсюда α (влияние *P.b.* на *P.c.*) равно 0,77 и $\beta=0{,}70$. Затем $\frac{K_1}{K_2}=1{,}26$ и $\frac{K_2}{K_1}=0{,}79$. Следовательно, условие принадлежности системы к двунишной здесь выполняется: $0{,}77<1{,}26$ и $0{,}70<0{,}79$, Первый вид влияет на второй слабее, чем второй сам на себя, а второй вид влияет на первый слабее, чем первый сам на себя. В результате **каждый вид обладает преимуществом в своей собственной нише, и они могут совместно существовать бесконечно долго.**

До сих пор мы исходили из определенного начального состояния си-

Таблица 4

(число особей в 0,5 см³)

P. aurelia/P. bursaria

$m=0,2$		$m=0,3$							
1	2	1	2	3	4	5	6	7	8
2/2	2/2	2/2	2/2	138/2	250/25	250/50	2/150	25/130	50/130
6/6	7/3	4/4	8/6	160/8	230/50	40[illegible]/90	0/190	40/120	60/200
33/19	22/28	34/22	29/14	240/10	210/60	260/110	0/150	20/150	40/190
63/37	60/37	68/33	42/29	270/11	220/50	300/130	4/170	20/170	70/220
112/48	100/50	80/36	48/32	—	230/60	280/110	—	30/200	50/220
140/70	170/90	110/40	108/48	260/9	—	—	1/110	—	—
200/50	180/120	90/80	110/40	240/9	180/80	300/100	2/110	40/180	100/210
				310/15	160/120	270/170	3/140	40/220	120/200
163/114		90/60		290/20	160/160	190/190	1/120	80/200	100/180
128/88	186/132	72/60	102/96	250/30	130/190	270/260	2/140	60/160	80/190
200/110	200/120	60/50	120/90	—	90/190	180/200	—	—	—
180/140	240/120	120/70	100/80	300/30	—	—	4/190	—	—
230/120	90/90	70/80	70/80	250/30	90/200	90/180	1/180	70/170	—
—	—	—	—	200/60	—	—	1/170	—	—
220/180	170/100	60/60	50/90	150/80	90/180	—	2/230	—	—
180/180	230/200	60/100	30/120	—	—	—	—	—	—
180/170	220/180	60/80	20/110	—	—	—	—	—	—
230/190	250/170	90/90	30/160	—	—	—	—	—	—
250/180	220/160	90/110	30/190	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
200/180	200/180	60/80	40/160	—	—	—	—	—	—
180/220	180/160	9[illegible]/120	70/190	—	—	—	—	—	—
130/180	140/120	6[illegible]/160	40/140	—	—		—	—	—
250/240	150/220	80/170	60/190	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

стемы: небольшой популяции в пустом микрокосмосе, состоящей поровну из обоих видов. Какова однако роль начальных условий для процесса конкуренции? Что будет происходить, если в насыщенную популяцию P. bursaria мы внесем несколько особей P. caudatum или в насыщенную популяцию P. caudatum—несколько особей P. bursaria? Теоретически мы должны были бы ожидать (рис. 1), что во всех случаях у нас в конце концов установится одна и та же смешанная популяция определенного состава. Опыт обнаруживает однако более сложную картину. Прежде всего, если в плотную культуру P. caudatum мы внесем несколько особей P. bursaria, то они частично вытеснят P. caudatum, пока не установится типичная смешанная популяция (табл. 3). Если же мы внесем в плотную культуру P. bursaria несколько особей P. caudatum, то последняя не сможет хотя бы отчасти вытеснить P. bursaria, и после прекращения общего роста биомассы останется бесконечно долго на своем низком уровне (рис. 8). При наличии ежедневных разреживаний, равных 0,2 популяции, P. caudatum не обладает никакой тенденцией ни к исчезновению, ни к дальнейшему росту.

Если теперь нанести концентрацию P. bursaria на оси абсцисс, а P. caudatum—на оси ординат, то мы получим картину, изображенную на рис. 9. В верхней части рисунка имеет место в общем совпадение с теорией (рис. 1),—независимо от начального состояния

системы устанавливается некоторая устойчивая популяция. В нижней же части имеет место резкое расхождение,—P. caudatum дорастает лишь до момента исчерпания неиспользованных пищевых ресурсов в микрокосмосе, а дальше уже не может расшириться и захватить „принадлежащее“ ему место. Мы увидим в дальнейшем, что это связано с новым биологическим моментом, который не был учтен при составлении наших теоретических уравнений.

Рассмотрим теперь рост P. aurelia и P. bursaria на корме, состоящем из одних дрожжей S exiguus, концентрация которых точно сохранялась на определенном уровне (25 клеток в $^1/_{50}$ мм^3). Все условия опыта были прежними, но применялось ежедневное разреживание трех интенсивностей: равное 0,1, 0,2 и 0,3 популяции.

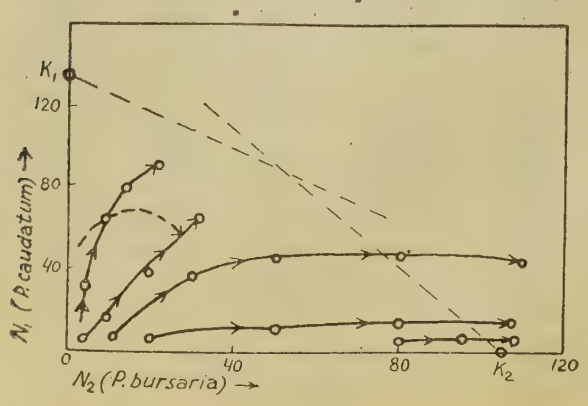


Рис. 9

На рис. 10 приведены кривые свободного роста видов, которыми мы можем воспользоваться для некоторых расчетов. Выравнивая кривую свободного роста P. aurelia при разреживании, равном 0,1, мы получаем коефициент размножения этого вида равным 0,526 единицы биомассы в день. На основании уравнения (3) (§ 1) мы можем написать, что $b_1 - m = 0{,}526$, и отсюда b_1 (коефициент размножения, который имел бы место в отсутствие разреживания) равен 0,626. Соответственно для P. bursaria мы получаем $b_2 = 0{,}444$. Следовательно этот вид размножается медленнее P. aurelia.

Определив в опыте величину насыщающей популяции P. bursaria при разреживании 0,1, мы можем рассчитать теоретически плотность популяции при более сильном разреживании (например 0,2) и сравнить ее с фактическими наблюдениями. Для этого рассчитаем прежде всего плотность P. bursaria в отсутствие разреживания (K): $\frac{K}{b}(b-m) = \frac{K}{0{,}444}(0{,}344) = 410$, и $K = 528$. Допуская, что разреживание равно 0,2, мы получаем: $\frac{528}{0{,}444}(0{,}244) = 290$. Наблюдавшаяся в опыте плотность составляла 270 (рис. 10).

Перейдем теперь к росту смешанной популяции P. aurelia и P. bursaria при разреживании, равном 0,1 и 0,2 (рис. 11). Мы можем рассчитать для этих случаев условие принадлежности системы к определенному типу.

Так, при разреживании 0,1 мы будем иметь: $510 - 240 - \alpha\ 270 = 0$, и $410 - 270 - \beta\ 240 = 0$. Здесь $\alpha = 1{,}0$; $\beta = 0{,}58$; $\frac{K_1}{K_2} = 1{,}245$ $\frac{K_2}{K_1} = 0{,}803$. Следовательно $1{,}0 < 1{,}245$ и $0{,}583 < 0{,}803$. При разреживании 0,2 получится: $0{,}47 < 1{,}13$ и $0{,}33 < 0{,}89$. Таким образом в обоих

случаях мы имеем дело с ясно выраженными двунишными ассоциациями, и виды не вытесняют друг друга. В заключение сделаем еще следующий расчет. Примем за норму популяцию с резреживанием 0,1 и введем теоретически предпосылку о дополнительном разреживании, равном также 0,1. Не будет ли изменяться тип борьбы за существование? Мы получаем: $\frac{1,0}{1-\frac{0,1}{0,526}}$ и $\frac{1,245}{1-\frac{0,1}{0,344}}$ или $1,23 < 1,75$; $\frac{0,58}{1-\frac{0,1}{0,344}}$ и $\frac{0,803}{1-\frac{0,1}{0,526}}$ или $0,82 < 0,99$.

Таким образом как теоретически, так и экспериментально при повышении интенсивности разреживания виды попрежнему не могут вытеснить друг друга.

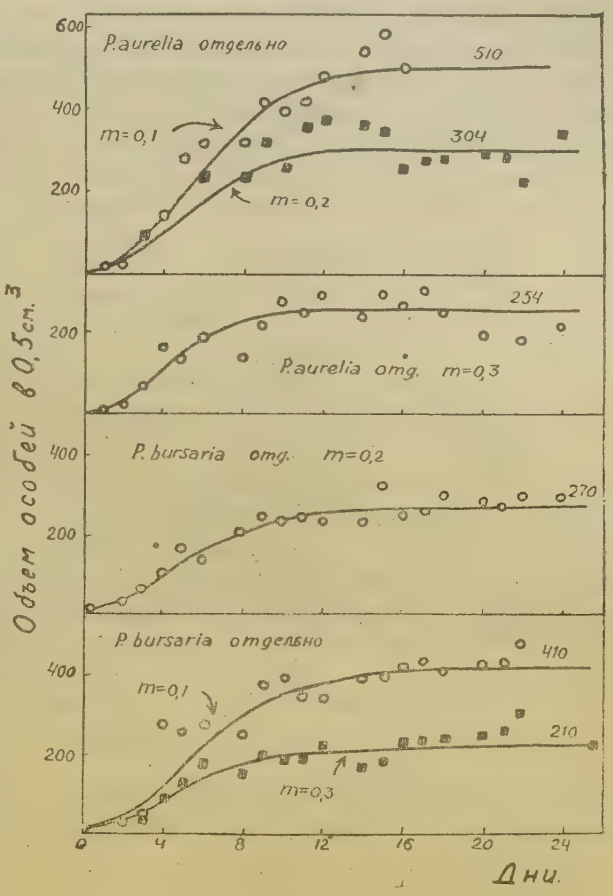


Рис. 10

Рис. 12 показывает характер роста смешанной популяции при разреживании 0,3 и различных начальных условиях. Так, если мы поместим в микрокосмос небольшое количество того и другого вида, то быстро растущая P. aurelia сперва обгонит P. bursaria, а затем несколько уменьшится, и установится константная смешанная популяция. Та же популяция устанавливается и при помещении нескольких особей P. bursaria в насыщенную популяцию P. aurelia и при помещении небольшой концентрации P. aurelia в почти насыщенную популяцию P. bursaria. Лишь когда вносимая концентрация P. aurelia очень мала, то она не может оттеснить P. bursaria и продолжает жить на очень низком уровне. В относительной форме эти кривые изображены на рис. 13, где заштрихованный контур представляет собой состав устойчивой смешанной популяции, к которому в конце концов приходит система из различных начальных положений (кроме нижних правых).

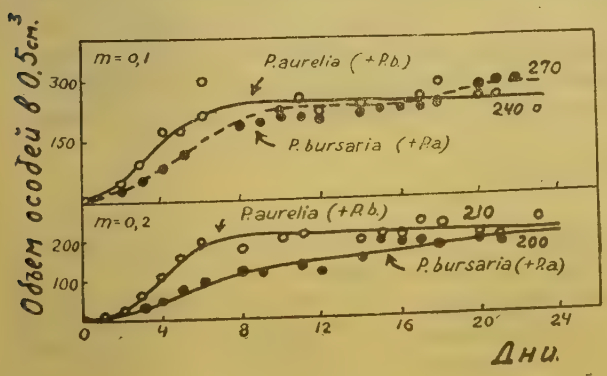


Рис. 11

Если мы теперь несколько обобщим результаты опытов с P. cau-

и P. bursaria, а также с P. aurelia и P. bursaria и сравним их друг с другом, то получим крайне демонстративную картину, изображенную на рис. 14. В случае P. aurelia почти на всей территории осуществляется диференциальное уравнение конкуренции в двунишной популяции с типичной для него устойчивой популяцией в центре, и лишь в правом нижнем углу сепаратрисса *ab* отделяет зону, в которой благодаря каким-то новым условиям уравнение не может осуществиться. У P. caudatum сепаратрисса сильно поднимается кверху, и эта зона получает большое расширение. Каковы же те особые условия, которые создаются в нижней зоне?

Уже общий вид кривых показывает, что существуют какие-то специфические факторы, которые угнетают P. caudatum в плотной популяции P. bursaria и не дают ей распространиться, в то время как P. bursaria не испытывает соответствующего угнетения в плотной популяции P. caudatum. Мы предположили, что здесь дело сводится к влиянию продуктов жизнедеятельности, которые накапливаются в ежедневно сменяемой среде, и соответствующий опыт подтвердил наши предположения. Для опыта мы воспользовались солевой средой из насыщающей популяции, в которой в течение суток обитали или P. caudatum или P. bursaria. Эта среда фильтровалась, и в нее платиновой петлей добавлялся свежий корм (S. exiguus и B. pyocyaneus, линия A). Затем жидкость разливалась по баночкам порциями по 2 см³, и в каждую культуру помещалось 10 особей испытуемого вида. Контролем служила свежая солевая среда с тем же количеством пищевых веществ. Опыты ставились при 25,5°. На табл. 5 приведены полученные нами результаты,

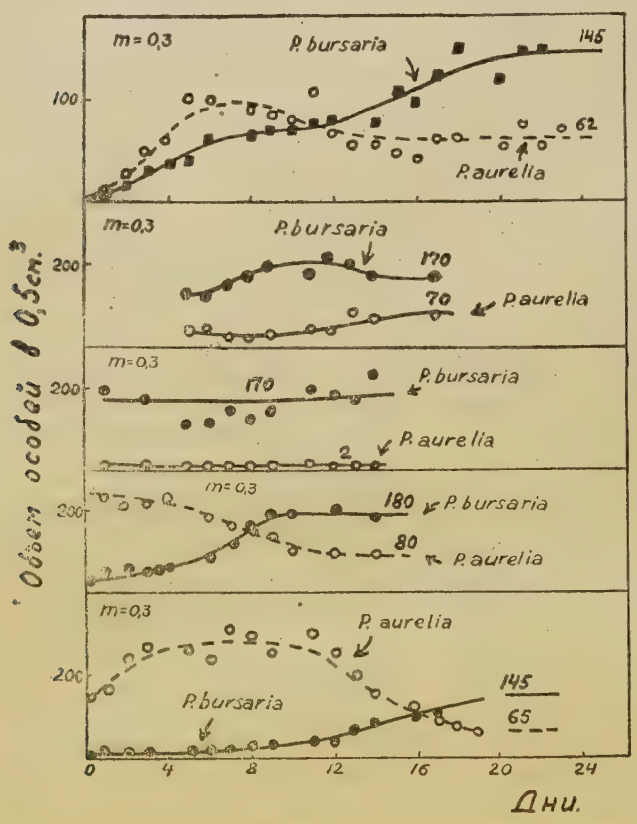


Рис. 12

Таблица 5

Темп размножения P. bursaria и P. caudatum на биологически измененной среде (число особей через сутки из 10 исходных)

	Контроль (свежая солевая среда)	Среда после P. bursaria	Среда после P. caudatum
P. caudatum	47	33	31
P. bursaria	24	24	24

характеризующие темп размножения за сутки. Эта таблица не оставляет сомнений в том, что здесь имеет место односторонняя чувствительность к продуктам метаболизма: P. caudatum сильно угнетается последними, а P. bursaria почти не реагирует. Совершенно очевидно, что благодаря этому факту P. caudatum не в состоянии теснить P. bursaria в густой популяции последних, где концентрация продуктов жизнедеятельности несмотря на ежедневную смену среды довольно высока. Что касается P. bursaria, то для нее это обстоятельство почти не имеет значения.

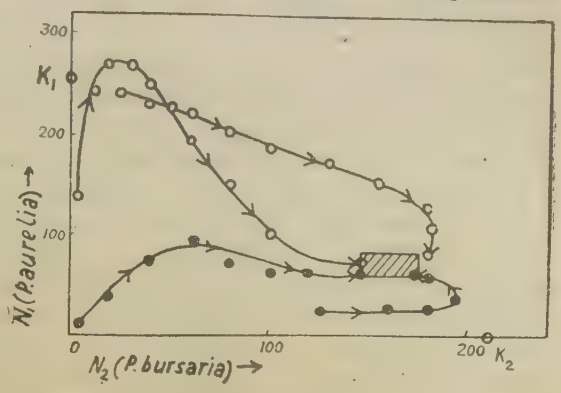


Рис. 13

Таким образом мы нашли объяснение специфического вида кривых рис. 14 и установили те причины, которые ответственны за существование особой зоны. Нам остается добавить, что уменьшение этой зоны у P. aurelia полностью согласуется с нашими прежними наблюдениями (см. § 1), согласно которым P. aurelia значительно менее чувствительна к влиянию продуктов жизнедеятельности, чем P. caudatum. Этот пример может служить иллюстрацией того, насколько сложны процессы борьбы за существование в биологических ассоциациях.

3. О ПЕРИОДИЧЕСКИХ КОЛЕБАНИЯХ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ

Среди биологов широкую известность приобрели работы Лотка (1923) и Вольтерра (1926), согласно которым процесс уничтожения одного вида (жертвы) другим (хищником, паразитом) может привести к периодическим колебаниям численности популяции обоих видов. Эта теория основана на некоторых простейших допущениях о взаимодействии хищников (N_2) и жертв (N_1), которые сформулированы в виде диференциального уравнения:

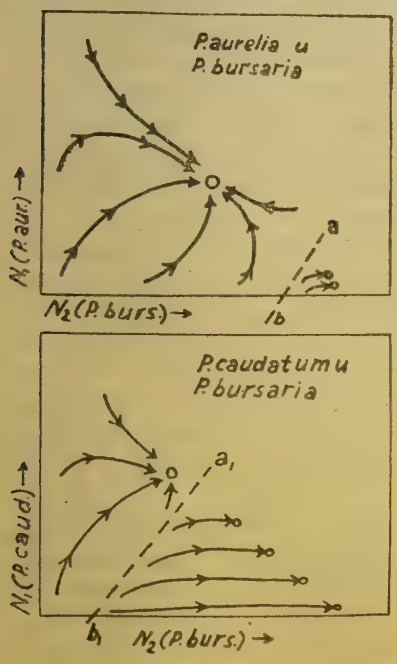


Рис. 14

$$\left.\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= b_1N_1 - k_1N_1N_2 \\ \frac{dN_2}{dt} &= k_2N_1N_2 - d_2N_2 \end{aligned}\right\} \quad . \; . \; . \quad (1)$$

Согласно уравнению (1) в популяции будут постоянно сохраняться оба вида, плотности которых будут периодически колебаться. Однако накопившийся в последнее время экспериментальный материал показывает, что предпосылки уравнения (1) оказываются справедливыми лишь для очень примитивных биологических систем и что в процессе эволюции у организмов возникает целый ряд биологических приспособлений, ко-

торые в корне меняют природу периодических колебаний смешанной популяции.

Какова же однако роль биологических приспособлений для законов периодических колебаний числа животных?

Нетрудно видеть, что к разрешению этой проблемы можно двигаться двумя противоположными путями. Во-первых, здесь может иметь место чисто синтетический подход: можно детально исследовать все особенности поведения хозяев и паразитов на различных возрастных стадиях и постараться сформулировать диференциальное уравнение их взаимодействия, которое в своей интегральной форме и должно дать нам закон периодических изменений в популяции.

Однако здесь может иметь место и дедуктивный метод. Мы можем поставить опыты и установить, какова качественная картина течения процесса борьбы за существование в определенной системе: могут ли в системе создаваться колебания и какого типа, как зависят колебания от исходного положения системы и т. д. Зная качественные свойства биологических колебаний, нам легче будет найти диференциальные уравнения, выражающие сущность этих колебаний.

Этот последний путь и был избран нами при исследовании периодических колебаний в смешанных популяциях. Мы можем следующим образом сформулировать нашу основную проблему: как биологические приспособления, возникающие в процессе эволюции, влияют на качественные свойства биологических колебаний?

Наиболее примитивной биологической системой будет такая, в которой хищники не обладают никакими специфическими приспособлениями, увеличивающими интенсивность их нападения на жертв, и где во взаимодействии видов господствуют законы случайности. Лотка и Вольтерра написали свое диференциальное уравнение борьбы за существование как раз для такой системы.

Недавно Гаузе (1934) было показано, что смешанная популяция, состоящая из инфузорий P. bursaria, пожирающих маленькие дрожжевые клетки S. exiguus, представляет собой в первом приближении такую примитивную ассоциацию. Размеры дрожжевых клеток настолько малы, что парамеции не могут охотиться за каждой из них в отдельности; сидя на дне или плавая среди взвеси клеток, они захватывают тех из них, которые случайно попадают в их ротовой аппарат. Такой пассивный способ поглощения никогда не позволяет парамециям до конца уничтожить дрожжевые клетки и „стерилизовать“ микрокосмос—всегда небольшое количество дрожжевых клеток избегнет нападения. Вместе с тем и парамеции являются достаточно стойкими и не вымирают до конца при недостатке пищи; несколько парамеций переживут этот период и по мере увеличения концентрации пищи начнут усиленно размножаться. Уничтожение дрожжей ($k_1N_1N_2$) и прирост парамеций ($k_2N_1N_2$) в единицу времени в общем определяется произведением их концентраций, и здесь может осуществиться классическое колебание Лотка — Вольтерра.

Мы сейчас остановимся на некоторых новых опытах 1934 года, результаты которых приведены на рис. 15. Эти опыты были поставлены в центрифужных пробирках, содержащих 5 см³ буферной солевой среды Остергаута (pH=7,5). Чтобы избежать плотного приставания дрожжевых клеток ко дну и стеклянным стенкам пробирки, содержимое их встряхивалось через каждые 12 часов, и кроме того ежедневно производилась смена среды. В этих опытах мы имеем дело с синтетической популяцией, в которой размножение

дрожжей ((b_1N_1) и смертность парамеций (d_2N_2) в единицу времени дозировались искусственно. Так как дрожжи на солевой среде Остергаута вообще не размножаются, то оставшаяся не уничтоженной популяция дрожжевых клеток ежедневно увеличивалась в 1,5 или 2 раза (b_1=0,5 или b_1 = 1,0) путем добавления дрожжей с твердой среды (число дрожжевых клеток в единице объема подсчитывалось нами в камере Тома). Что касается смертности парамеций, то последняя дозировалась искусственно путем ежедневного разреживания популяции на 0,2 или 0,4 (d_2=0,2 или d_2=0,4). Рис. 15 (1) показывает, что в этих условиях могут иметь место классические периодические колебания: парамеции разреживают популяцию дрожжей и затем сильно разреживаются сами, дрожжи вслед за этим получают возможность для возрастания, их снова разреживают парамеции и т. д. На рис. 16 эти колебания представлены в относительной форме, причем концентрация парамеций нанесена на оси абсцисс, а дрожжей на оси ординат. Кривые не пересекаются ни с осью абсцисс ни с осью ординат, и взаимодействие между видами никогда не обрывается.

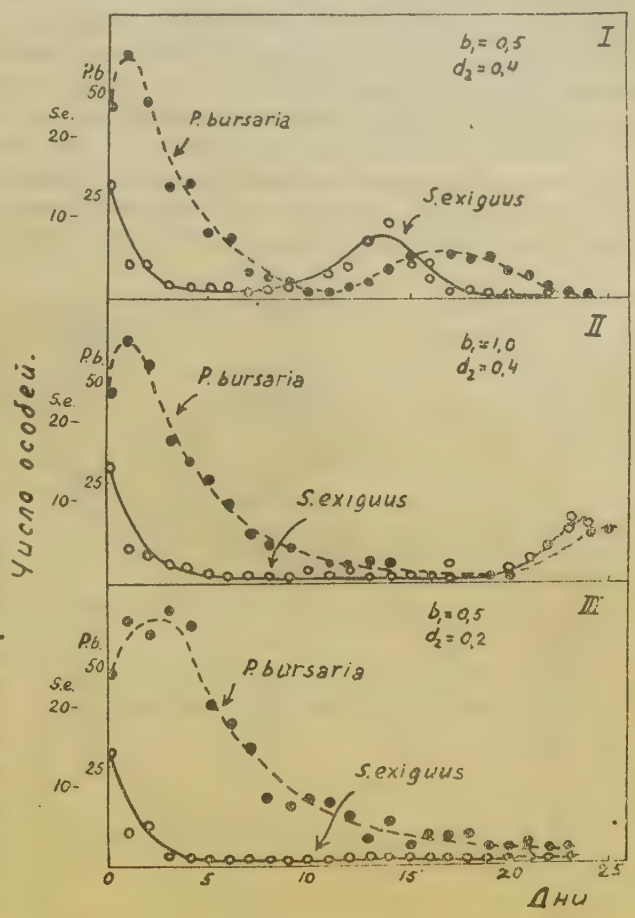


Рис. 15

Можно таким образом заключить, что, если осуществляются условия уравнения (1), то в популяции действительно возникают классические периодические колебания, предположенные Лотка-Вольтерра. Однако изложенные нами опыты позволяют сделать еще и следующее заключение. Если мы сильно ослабляем хищников путем значительного разреживания (или своеобразного „отстрела"), то в системе действительно имеют место „почти классические" колебания (рис. 16, I). Если же мы систему больше предоставляем самой себе и не так сильно повышаем смертность хищников (рис. 16, III), то характер колебаний несколько изменяется. Естественная смертность

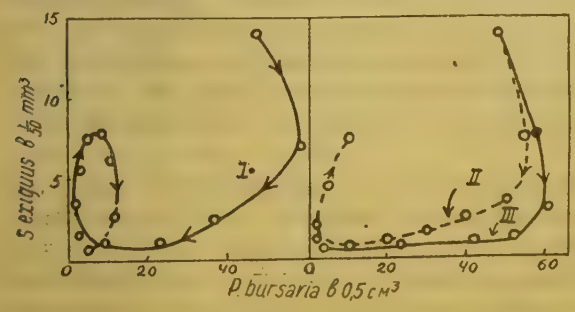


Рис. 16

парамеций при обилии пищи почти не имеет места, и даже при значительном разреживании дрожжевых клеток популяция парамеций нисколько не убывает. Это дает им возможность уничтожить дрожжей почти до конца, оставив лишь небольшое количество последних, недоступное благодаря биологическим условиям поглощения (см. кривую I и III на рис. 16). Под влиянием увеличения мощности хищников классические колебания постепенно изменяются в сторону так называемых „релаксационных колебаний", на которых мы остановимся ниже.

Рассмотрим сейчас несколько биологических ассоциаций, в которых нами было экспериментально исследовано взаимодействие хищника и жертвы. На рис. 17 изображены результаты для инфузории Bursaria truncatella, поглощающей особей P. bursaria. Способ поглощения здесь сильно напоминает тот, которым P bursaria в свою очередь пожирает маленькие дрожжевые клетки. Опыты с B. truncatella и P. bursaria ставились при 24° в баночках, плотно прикрытых стеклом и содержащих 2 см³ жидкости. Последней служила профильтрованная среда из дикой культуры, разбавленная вдвое бидестилированной водой и содержащая небольшое количество дрожжей, S. exiguus, прибавленных для питания P. bursaria. Таким образом здесь были созданы условия, благоприятные для размножения обоих компонентов пищевой цепи.

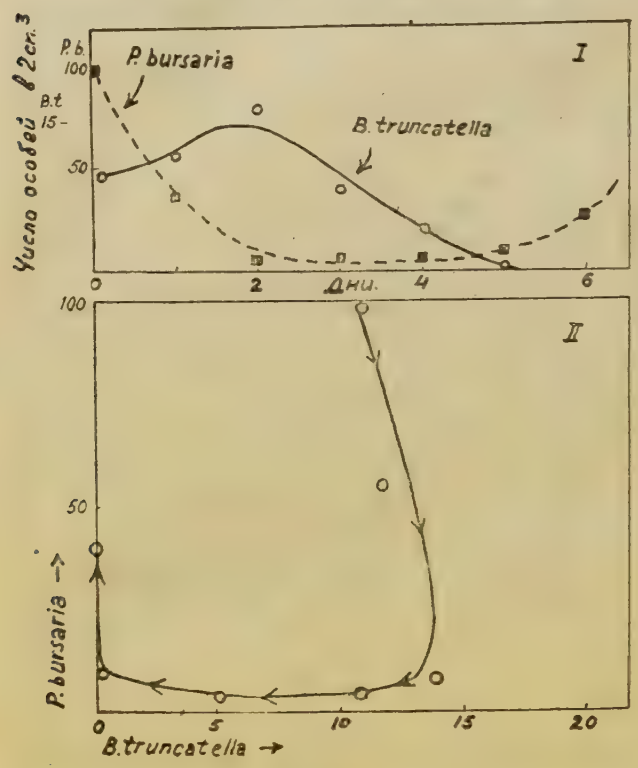


Рис. 17

Как показывает рис. 17, хищник не в состоянии уничтожить жертв до конца подобно нашему прежнему случаю, однако он является крайне чувствительным и погибает при недостатке пищи, прежде чем жертвы получат возможность снова размножиться. Кривая взаимодействия видов пересекается здесь с осью ординат (рис. 17, II), и следовательно замкнутый цикл классического периодического колебания здесь уже не может осуществиться. Периодические колебания в популяции становятся возможными лишь при иммиграциях хищника извне.

Совместно с Н. П. Смарагдовой нами была исследована ассоциация двух видов клещей, один из которых Cheyletus eruditus является хищником и пожирает другой вид — Aleuroglyphus agilis (см. предварительное сообщение Гаузе и Смарагдовой, 1935). Охота этого хищного клеща за своими жертвами представляет большой биологический интерес, и она была описана Ньюстидом и Дювэллом (Newstead и Duvall, 1918).

Наши опыты с ростом смешанной популяции Cheyletus и Aleuroglyphus были поставлены в небольших открытых стеклянных баночках

(1 см в диаметре и 2,5 см высотой), содержащих 0,2 г муки. Перед внесением клещей баночки с мукой стерилизовались для избежания плесени. Чтобы устранить переползание клещей из одной культуры в другую, баночки помещались в более широкие чашки с налитым на дне 5% КОН, и края их смазывались вазелином, мешающим переползанию клещей. Широкие чашки в свою очередь стояли в большом эксикаторе с H_2O в термостате при 22°. Крышка эксикатора была слегка приоткрыта. Таким путем была создана необходимая для клещей-жертв высокая влажность воздуха и муки. Продолжительность одного поколения жертв при этом равна около 15 дней, а хищников—около 20.

Оригинальные данные опытов могут быть найдены на табл. 6, где указан также возрастной и половой состав смешанной популяции на различных этапах роста. Определения плотности популяции клещей производились путем высыпания содержимого пробирки с мукой на стеклянную пластинку и тщательного подсчета под микроскопом числа клещей в пробе или (при увеличении плотности популяции) в определенной части пробы (напр. $^1/_4$, $^1/_8$ и т. д.). После подсчета проба вновь помещалась в пробирку, и таким образом никакие искусственные разреживания популяции не имели здесь места. При вычерчивании приводимых ниже графиков мы оперировали с общей плотностью популяции, не расчленяя последнюю на возрастные группы.

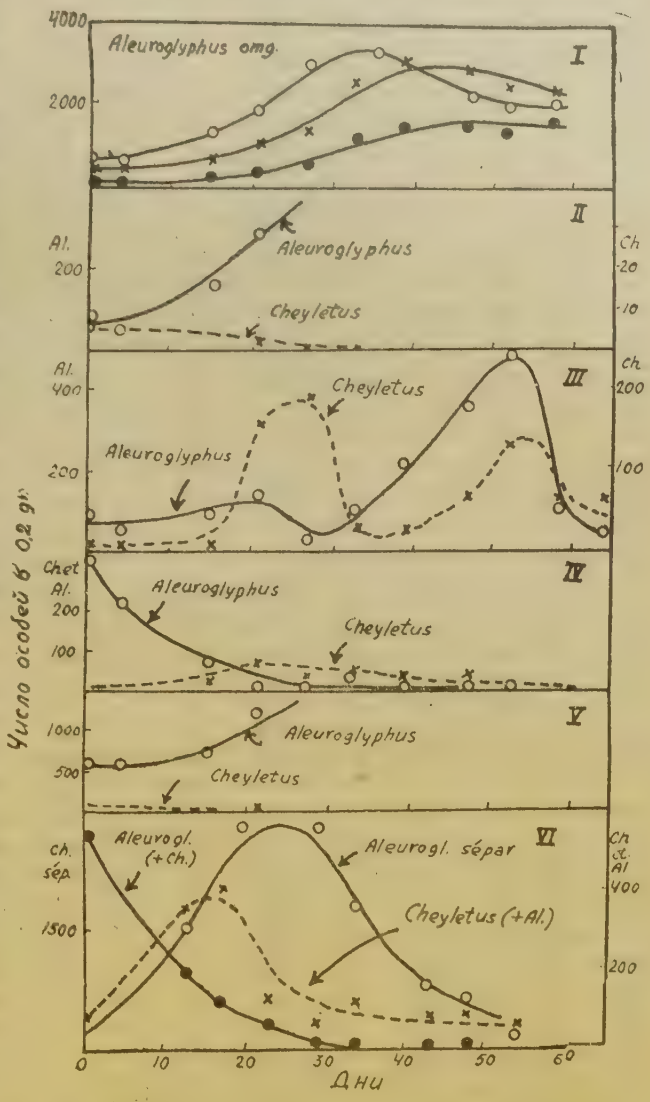


Рис. 18

Рис. 18 представляет кривые роста и отмирания популяции клещей. Кривые 18,1 характеризуют рост популяции жертв Aleuroglyphus отдельно при трех различных начальных посевах (86, 344 и 688 особей на 0,2 г муки). Так как нами не производилось смены муки, то после достижения максимума (около 40-го дня) популяция начинала убывать. При этом клещи обычно погибали не в самой культуре, а стремились уползти из нее. Прекращение роста популяции было без сомнения связано с исчерпанием пищевых ресурсов. Хищники, помещенные на муку без жертв, почти полностью отмирали уже к 15-му дню (табл. 6).

Таблица 6

Рост популяции клещей (число особей в 0,2 г муки)

Дни	Aleuroglyphus отдельно (два опыта)				
	♀	♂	6-ног. лич.	8-ног. лич.	Всего
0	3	2	78	3	86
4	0	0	58	18	76
15	18	28	18	46	110
21	32	96	64	112	304
27	96	32	176	190	494
33	32	64	965	80	1141
39	64	32	1290	272	1658
47	32	64	976	512	1584
52	128	144	784	304	1360
58	224	272	656	512	1664
0	12	8	312	12	344
4	6	10	198	186	400
15	28	68	18[illegible]	248	524
21	16	192	300	496	1004
27	128	96	576	623	1423
33	64	96	2090	320	2570
39	143	176	2464	304	3087
47	80	128	1233	1473	2914
52	80	143	1424	864	2511
58	48	192	1235	976	2451
0	24	16	624	24	688
4	3[illegible]	12	308	224	580
15	92	128	604	476	1300
21	208	400	704	544	1856
27	144	288	1058	1584	3074
33	224	256	3710	592	4782
39	48	96	1937	160	2241
47	64	112	1360	688	2224
52	48	80	687	1120	1935
58	96	112	416	1504	2128
0	75[1]	25	275	175	550
13	352	416	1472	928	3168
17	512	640	2830	2784	6816
23	128	128	2048	2272	4576
29	64	128	4288	1216	5696
34	96	64	2432	896	3488
43	64	32	1120	352	1568
48	96	64	448	640	1248
54	—	32	96	224	352
60	—	—	160	352	512
66	—	—	64	32	96
72	4	—	12	4	20

Дни	Cheyletus отдельно		
	взросл.	лич.	всего
0	2	5	7
4	0,5	—	0,5
15	—	0,5	0,5
21	—	—	—

Дни	Смешанная популяция								
	Aleuroglyphus					Cheyletus			
	♀	♂	6-ног. лич.	8-ног. лич.	Всего	взр.	6-ног. лич.	8 ног. лич.	Всего
0	3	2	78	3	86	2	5	—	7
4	—	—	12	24	36	—	—	—	—
15	20	52	20	68	160	—	—	—	—
21	—	32	160	96	288	1	—	—	1
27	32	64	192	192	480	—	—	—	—
33	32	96	736	160	1024	—	—	—	—
39	96	64	448	32	640	—	—	—	—
47	128	32	960	256	1376	—	—	—	—
0	3	2	78	3	84	2	5	—	7
4	12	8	4	20	44	4	—	—	4
15	4	16	28	36	84	4	—	—	4
21	32	32	32	32	128	—	96	64	160
27	—	—	32	—	32	32	96	64	192
33	—	—	96	—	96	—	—	32	32
39	—	—	182	24	206	8	8	8	24
47	—	—	192	160	352	—	32	32	64
52	32	64	256	160	512	64	32	32	128
58	—	—	32	64	96	—	32	32	64
64	—	—	—	32	32	—	—	64	64
70	—	—	—	—	0	—	32	24	56
76	—	—	—	—	0	2	—	6	8
0	12	8	312	12	344	2	5	—	7
4	8	0	80	128	216	—	—	—	—
15	16	16	—	8	40	—	—	32	32
21	—	—	—	—	0	—	32	32	64
27	—	—	—	—	0	—	—	32	32
33	—	—	16	16	32	32	—	—	32
39	—	—	—	—	0	32	—	—	32
47	—	—	—	—	—	32	—	—	32
52	—	—	—	—	—	2	1	1	4
58	—	—	—	—	—	—	1	2	3
0	24	16	624	24	688	2	5	—	7
4	32	8	160	344	544	3	—	—	3
15	104	144	208	432	888	—	—	4	4
21	96	64	672	704	1536	—	—	—	—
27	288	160	2560	800	3808	—	—	—	—
33	32	32	3360	416	3840	—	—	—	—
0	75[1]	25	275	175	550	75	—	—	75
13	0	32	64	96	192	96	128	128	352
17	—	—	128	—	128	96	96	124	416
23	—	—	64	—	64	—	32	96	128
29	—	—	2	—	2	—	—	64	64
34	—	—	—	—	0	32	32	64	128
43	—	—	—	—	0	12	12	40	64
48	—	—	—	—	0	—	32	64	96
54	—	—	—	—	0	16	8	32	56
60	—	—	—	—	0	—	—	8	8
66	—	—	—	—	0	3	—	4	7
72	—	—	—	—	0	4	—	1	5

[1] В 0,4 грамма муки.

Переходя к непосредственно интересующему нас росту смешанной популяции жертв Aleuroglyphus и хищников Cheyletus, мы можем начать рассмотрение с того случая, когда к популяции жертв средней плотности (225 на 0,2 г) помещалось много хищников (37,5 на 0,2 г),— рис. 18, VI. В этом случае жертвы непрерывно убывали, хищник же возрастал до некоторого максимума и затем начинал отмирать, еще не успев уничтожить всех жертв до конца. В дальнейшем жертвы уничтожались до конца этой отмирающей популяцией хищников. Та же самая картина имеет место и в том случае, если мы на 344 жертвы на 0,2 г внесем 7 хищников (рис. 18, IV).

Если мы теперь поместим хищников при очень небольшой концентрации жертв, например 84 на 0,2 г (рис. 18, II), то последний может не привиться и, не найдя жертв, погибнуть, оставив чистую популяцию жертв. Здесь однако судьба системы зависит от большого числа „случайных" факторов, и в этом направлении она развивается лишь в 50% случаев. Наряду с ними может иметь место и следующий интересный процесс (рис. 18, III и табл. 6): при помещении хищников к жертвам (той же плотности) они начинают уничтожать жертв и, оставив лишь небольшое число яиц и молодых 6-ногих личинок, довольно сильно отмирают сами. В результате такого сильного ослабления хищников оставшиеся несожранными жертвы получают возможность для интенсивного размножения, и в дальнейшем хищники снова разреживают жертв.

Таким образом при определенном соотношении концентрации тех и других здесь могут иметь место классические колебания численностей типа Лотка-Вольтерра. Если мы поместим те же 7 хищников в очень плотную популяцию жертв (688 на 0,2 г), то они не смогут привиться и вымрут. Это связано с совершенно новым фактором—продукты жизнедеятельности жертв в очень большой концентрации (запах) повидимому непереносимы для хищников. Последнее наблюдение совпадает также с наблюдениями Ньюстида и Морриса (Newstead and Morris, 1920).

Для получения относительных кривых взаимодействия хищников (N_2) и жертв (N_1) мы попрежнему нанесли концентрацию N_2 на оси абсцисс и N_1 на оси ординат. Эмпирические кривые взаимодействия приведены на рис. 19 и обобщенные—на рис. 20. Прежде всего можно отметить, что сепаратрисса *ab* отделяет зону, в которой хищники не прививаются, и кривые возвращаются

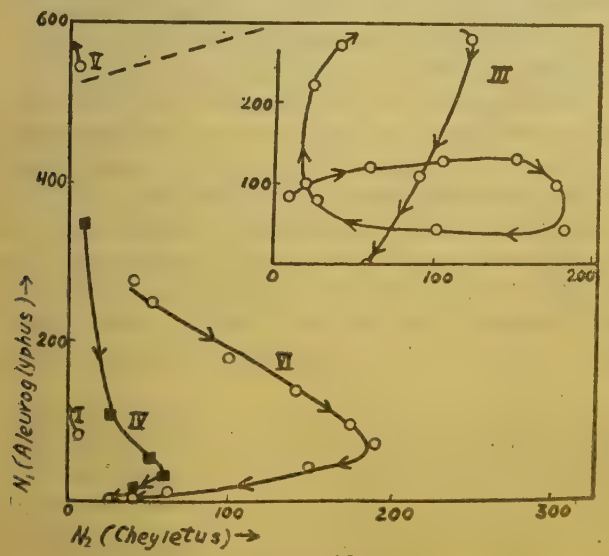


Рис. 19

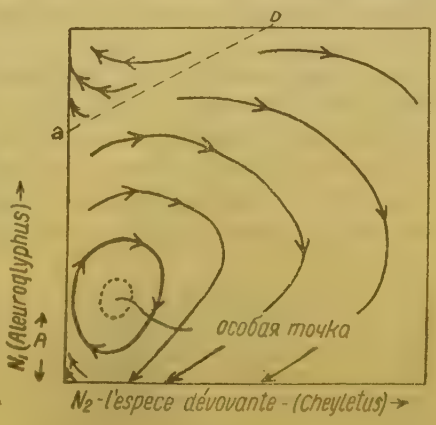


Рис. 20

на ось ординат под влиянием продуктов жизнедеятельности жертв. Ниже этой сепаратриссы у нас начинается взаимодействие, и при средних концентрациях хищников и жертв последние уничтожаются до конца, и хищники вслед за этим вымирают сами. Мы можем отметить, что по сравнению с P. bursaria (рис. 16) здесь имеет место некоторое увеличение интенсивности нападения. При этом чрезвычайно характерным для данной системы является то, что интенсивность нападения здесь все же недостаточно велика для того, чтобы кривая взаимодействия сразу пересеклась с осью ординат. Благодаря возрастной неоднородности популяции жертв и ослабленному поглощению молодых возрастных групп последние сперва остаются не уничтоженными, и лишь впоследствии при подрастании поглощаются отмирающей популяцией хищников (кривая взаимодействия сперва идет вдоль оси абсцисс и лишь затем пересекается с ней. Поэтому совершенно естественно, что при дальнейшем понижении концентрации хищников и жертв, когда интенсивность нападения первых несколько ослабляется, то она уже оказывается недостаточной для полного уничтожения жертв, и мы имеем зону с классическими колебаниями численностей [1]. Ниже некоторой пороговой концентрации жертв (A) взаимодействие между хищниками и жертвами вообще не может начаться, и хищники „не прививаются".

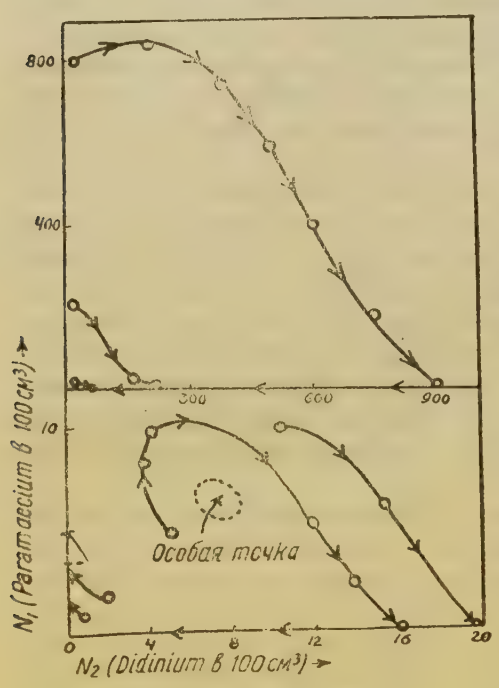


Рис. 21

Эта интересная ассоциация клещей представляет собой непосредственный переход от слабой интенсивности нападения хищников на жертв (P. bursaria и B. truncatella) к тому исключительно интенсивному нападению, которое нами наблюдалось у хищной инфузории Didinium nasutum, пожирающей другую инфузорию P. caudatum (Гаузе, 1934). Обстановка и результаты опытов уже были детально описаны раньше, и поэтому нет необходимости здесь на них останавливаться. Мы приводим на рис. 21 лишь результаты одного нового опыта, поставленного на солевой среде Берс (Beers, 1933), содержащей смесь дрожжей и бактерий для питания парамеций. Интенсивность нападения хищного Didinium на парамеций здесь так велика, что кривые взаимодействия пересекаются с осью абсцисс под острым углом и хищник во всех случаях уничтожает жертв до конца. Лишь при совершенно ничтожной концентрации последних (3 особи на 100 см³) он не может привиться. В результате „особая точка" с классическими колебаниями вокруг нее смещается здесь почти к самому началу координат, где эти потенциально возможные

[1] Эти колебания оказываются здесь возможными благодаря возрастной неоднородности популяции: imago и 8-ногие личинки жертв уничтожаются хищником до конца на молодых же 6-ногих личинок нападение хищников ослаблено. Последние как бы выпадают из процесса взаимодействия, и часть их остается. Если хищников много, то они успевают уничтожить оставшихся хозяев, когда те подрастут. Если же хищников мало, то они, отмирая, не успевают уничтожить жертв до конца, и последние начинают размножаться. Вслед за ними растут и не вполне отмершие хищники и т. д. (см. табл. 6)

колебания совершенно разрушаются статистическим процессом. Так координаты особой точки у Didinium приблизительно равны: 6 жертв, и 7 хищников в 100 см³, в то время как у клещей 50 жертв и 25 хищников в 0,2 г.

С биологической стороны повышение интенсивности нападения хищников на жертв является результатом ряда приспособлений, которые разрушают простейшую предпосылку о том, что скорость уничтожения жертв хищниками пропорциональна произведению их концентраций. Недостаток жертв компенсируется измельчанием хищников и почти полным отсутствием смертности среди последних.

Все изложенное выше можно резюмировать следующим образом: классические непрерывные колебания численности популяции, предположенные Лотка и Вольтерра, действительно могут иметь место в очень примитивных биологических ассоциациях, где интенсивность нападения хищников на жертв невелика и подчинена законам случайности.

В процессе эволюции системы создаются биологические приспособления, повышающие интенсивность нападения.

В результате классические колебания сохраняются лишь в зоне около начала координат, где интенсивность нападения ослаблена. В дальнейшем они исчезают и здесь, и хищник может или не привиться или, если привьется, то уничтожает жертв до конца и вслед за этим вымирает сам. Таким путем создается совершенно новый тип колебаний в биологических ассоциациях, который можно назвать релаксационными колебаниями. Характерным для этих колебаний является то, что в замкнутых микрокосмосах (в отсутствии иммиграций хищников и жертв извне) они не могут совершаться, и процесс прекращается (уничтожение жертв до конца в течение элементарной релаксации или вымирание хищников), и для существования колебаний необходим иммиграционный приток (опыты такого типа были поставлены Гаузе, 1934). Мы могли отметить, что классическое непрерывное колебание и разрывное релаксационное колебание представляют собой лишь два крайне резко выраженных типа и в сложной обстановке биологических систем могут очевидно участвовать элементы обоих типов.

4. ОБ ЭВОЛЮЦИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ АССОЦИАЦИЙ

Нужно еще много экспериментальной работы и полевых наблюдений для разъяснения всех деталей эволюции биологических ассоциаций. Мы хотели бы сейчас остановиться лишь на двух исследованиях, которые представляют интерес в связи с проблемой эволюции ассоциации, состоящей из двух видов, один из которых пожирает другой.

Как указывает Боденгеймер (Bodenheimer, 1932), в течение нескольких десятков лет Сильвестри культивировал совместно червеца Icerya и пожирающего его жука Novius на открытом кустарнике Spartium junceum. Культура обоих видов при этом непрерывно сохранялась. Однако при культивировании на отдельных лимонных деревьях это последнее не имело места. Здесь сперва полностью выжирался червец Icerya, а затем вымирал и жук Novius. Если несколько червецов оставались несъеденными, то после вымирания жуков они заселяли дерево чистой популяцией Icerya. Наблюдения самого Боденгеймера разъясняют до известной степени картину бесконечно долгого совместного существования обоих видов на кустарнике. Уничтожив червецов в одном центре, жуки переселяются в другой район по соседству, и на освободившейся территории получают возмож-

ность развиваться заползающие или оставшиеся жертвы. Таким образом здесь имеют место типичные релаксационные колебания численности популяции, которые прекращаются при отсутствии иммиграционных потоков. Согласно наблюдениям Пейна (1934) паразит Microbracon также в большинстве случаев выжирает гусениц моли Ephestia до конца. Однако, как указывает Пейн, эта ассоциация является сравнительно молодой: паразит не развил еще достаточной интенсивности нападения, и по своим таксисам он не совпадает с хозяином. В результате несколько особей хозяина могут остаться неуничтоженными.

Как же однако следует представлять себе эволюцию таких биологических ассоциаций? Мы уже отмечали, что для примитивного типа характерны слабая интенсивность нападения хищника на жертв и „классические" периодические колебания численностей. В процессе эволюции системы у хищника развивается ряд приспособлений, повышающих интенсивность нападения, и возникают „релаксационные колебания". Последние могут возникнуть на самых различных уровнях морфологической эволюции, — мы видели их у простейших и у насекомых. Однако эволюция интенсивности нападения хищников на жертв сопровождается эволюцией укрытия жертв от хищников,— в результате эфективность хищников снова может оказаться недостаточной, система станет примитивной, и снова возникнут классические периодические колебания. Так, наблюдения Смирнова и Полежаева показывают, что интенсивность нападения паразита Lariophagus distinguendus на личинок жука Calandra granaria является очень большой,—он чувствует их присутствие и отыскивает их на очень большом расстоянии. Однако укрытие личинок здесь настолько эфективно, что они не могут быть уничтожены до конца. Такова следовательно картина эволюции биологических ассоциаций: повышение приспособленности хищников превращает ассоциации в релаксационные, а повышение приспособленности жертв — снова в ассоциации с классическими колебаниями. Их эволюция представляет собой единство этих процессов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Beers C. D., Arch. Protistenkund., 79, p. 101, 1933.—2. Bodenheimer F. S., Z. angew. Entom. 19, p. 514, 1932. — 3. Гаузе Г. Ф. Зоологич. журн., т. 13, стр. 1, 1934. — 4. Гаузе Г. Ф. Бюлл. Моск. о-ва исп. прир., т. 43, стр. 69. 1934. — 5. Гаузе Г. Ф. и Смарагдова Н. П. (в печать). — 6. Kostitzin V. A., Symbiose, parasitisme et evolution, Paris, Hermann, 1934. — 7. Le Corbeiller Ph., Les systèmes autoentretenus et les oscillations de relaxation, Paris, Hermann, 1931. — 8. Lotka A. J. Elements of physical biology, Baltimore, Williams and Wilkins, 1925. — Lotka A. J., Journ. of Wach. Ac. of Sc., 22, p. 461, 1932.— 10 Newstead R. et Duvall M., Rep. grain pests (war) comm. of Roy. Soc. 2, p. 3, 1918. — 11. Newstead R. et Morris H., Ibid., 8, p. 3, 1920. — 12. Payne N. M., Ecol. monogr. 4, p. I, 1934. — 13. Prenant M., Adaptation. Ecologie et biocoenotique. Paris, Hermann, 1934. — 14. Pringsheim E. G., Arch. Protistenkund., 64, p. 291. 1928. — 15. Salt G., Proc. Roy. Soc., B. 114, p. 450 u. 455, 1934. — 16. Thompson W. R. Ann. fac. sci. Marseille, 11, p. 1, 1924. — 17. Volterra V., Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie, Paris, Gauthier - Villars, 1931.

STUDIES ON THE STRUGGLE FOR EXISTENCE IN MIXED POPULATIONS

by G. F. Gause

Zoological Institute of the University of Moscow

An analysis is made of the dynamics of mixed populations in Protozoa and mites.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XIV 1935 г. ВЫП. 2

ИССЛЕДОВАНИЯ НАД ИНТЕРСЕКСУАЛЬНОСТЬЮ У НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА (LYMANTRIA DISPAR L.)

ЧАСТЬ II. МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ИНТЕРСЕКСУАЛЬНЫХ САМЦОВ

П. А. Косминский

Научно-исследовательский институт зоологии Московского государственного университета

(Окончание[1])

VII. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ В ИЗМЕНЕНИЯХ РАЗЛИЧНЫХ СИСТЕМ ОРГАНОВ

Мы рассмотрим сначала, какое отношение существует между изменениями разных органов (крыльев, усиков, полового аппарата), а затем, какие отношения существуют между изменениями отдельных частей одного и того же органа.

По Гольдшмидту (1927, 1931), разделившему мужских интерсексов на 5 групп по степени интерсексуальных изменений, замечается следующая последовательность в изменениях отдельных органов (табл. 6).

Таблица 6 Tabelle 6

Изменение различных органов при разных степенях интерсексуальности (по Гольдшмидту)

Veränderung verschiedener Organe bei verschiedenen Stufen der Intersexualität (nach Goldschmidt)

Степень интерсексуальности / Орган	1 Начальная интерсексуальность	2 Слабая интерсексуальность	3 Средняя интерсексуальность	4 Сильная интерсексуальность	5 Высшая степень интерсексуальности
Гонады	Зрелые семенники	Зрелые семенники	Семенники с небольшим количеством зрелых спермиев и первичных яиц	Превращение семенника в яйцевые трубки	Рост яйцевых трубок
Усики	Мужские	Мужские	Мужские	Только один (задний) ряд мужских отростков	Более или менее женские
Копулятивный аппарат	Мужской	Мужской с двойным uncus	Мужской с более или менее развитыми pap. anales	Мужской с pap. anales	Мужской с pap. anales рудиментарным кольцом IX сегмента, до почти женского

[1] См. Зоол. журн., т. XIV, в. 1, 1935 г.

Таблица 7 | Tabelle 7

Изменения в различных системах органов у интерсексов, появившихся в слабой расе (полтавская и воронежская линии) и у полученных в результате комбинации F сильной расы с двумя M слабых рас (последние отпечатаны жирным шрифтом)

Veränderungen in verschiedenen Organsystemen bei in den schwachen Rassen (Poltawa, Woronesh) aufgetretenen und bei durch Kombination eines F starker Rasse mit zwei M schwacher Rassen erhaltenen Intersexen (letztere fett gedrückt)

№	№ особи и выводка / № des Indiv. und der Zucht	Женские участки на крыльях в % к общей поверхности крыльев / Weibliche Bezirke auf den Flügeln	Усики / Antennen: правый / rechte: передние отростки / vordere Fiedern: степень изменения	характер изменения	задние отростки / hintere Fiedern: степень изменения	характер изменения	левый / linke: передние отростки / vordere Fiedern: степень изменения	характер изменения	задние отростки / hintere Fiedern: степень изменения	характер изменения	VIII сегмент / 8. Segment, Bursa copulatrix, Ostium bursae: справа / rechts	слева / links	IX сегмент / 9. Segment, Valvae: правая / rechte	левая / linke	X сегмент / 10. Segment, Uncus	Половые железы / Geschlechtsdrüsen	Vasa deferentia	Vesiculae seminales, glandulae accessoriae	Ductus ejaculatorius	Рисунок (Табл. III—V) / Abbildung (Taf. III—V)
1	1—8	0,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	I	—	—	—	—	—
2	23—26	0,4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	5—7	0,9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4	5—10	0,9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	**23—29**	0,9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6	**21—29**	1,2	—	—	—	—	—	—	I	C	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
7	2-8	1,3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	I, III	—	I	I	—	—	1
8	13—7к	1,7	—	—	II	C	I	B	—	—	—	—	—	—	—	I	I	—	—	2
9	**24—29**	1,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10	25—22	1,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
11	15—22	2,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
12	20—16	2,6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
13	1—16	3,0	II	C	II	C	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14	30—17	3,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
15	**24—29**	3,2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
16	8-12к	3,2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	II	II	III—IB	—	—	3
17	—38	3,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
18	4—7	3,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
19	5—10	3,9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
20	6—14а	4,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	I	—	—	—	—	—
21	1—11	4,3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
22	7—15к	4,4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
23	40—38	4,6	II	C	III	C	I	B	III	C	—	—	—	—	—	—	—	++	—	—

24	39—38	4,7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
25	41—17	4,7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
26	14—22	5,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
27	36—22	5,7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	I	—	—	—	—	—	—
28	24—29	5,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	I	—	—	—	—	—	—
29	24—29	5,9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
30	10—17	6,4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
31	24—29	7,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
32	23—29	7,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
33	27—29	7,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	I	—	—	—	—	—	—
34	3—14a	8,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	I	—	—	—	—	—	—
35	33—16	9,2	III	C	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
36	24—29	9,3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
37	14—4к	9,3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
38	24—29	10,2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	II	—	—	—	—	—	—
39	24—29	10,3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	I	—	—	—	—	—	—
40	32—26	11,0	III	AC	—	—	I	AB	—	—	—	—	—	—	II	—	BC—	+—	—	4
41	5—4	11,8	—	—	I	C	—	—	—	—	O.	—	—	—	—	I	—	—	—	—	—
42	23—29	12,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
43	24—29	12,4	I	C	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
44	21—26	12,7	—	—	—	—	III	C	—	—	—	—	—	—	—	I	I—	+—	—	5
45	31—16	12,7	I	B	II	AC	I	C	—	—	—	—	—	—	—	I	IIC—	—	—	6
46	17—46a	12,7	III	AC	—	—	—	—	—	—	O	O.	—	—	III	I	III—I	—	—	7
47	22—18	12,9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	I	II	IIA—	—	—	8
48	23—29	12,9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
49	7—14a	13,4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	III	—	I—	—	—	9
50	24—29	14,1	—	—	—	—	I	B	—	—	—	—	—	—	I	—	—	—	—	—
51	2—14a	14,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	III	I	III—I	—	—	10
52	22—29	14,4	—	—	—	—	I	BC	—	—	—	—	—	—	II	—	—	—	—	—
53	18—16	14,6	III	C	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	I	I—II	—	—	11
54	13—4	16,4	I	C	—	—	III	AC	I	BC	—	C.	—	—	I	I	—	—	—	—
55	22—29	16,5	I	AC	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
56	25—29	16,8	—	—	—	—	I	C	—	—	—	—	—	—	I	—	—	—	—	—
57	30—18	17,8	II	AC	—	—	—	—	—	—	O. B.	—	—	—	—	I	I—III	++	—	12
58	25—29	17,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
59	14—47	18,1	II	AC	—	—	I	B	—	—	—	—	—	—	III	I	—	—	—	—
60	23—18	18,8	III	C	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	I	II—	—	—	13
61	22—29	18,8	—	—	—	—	IV	B	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
62	24—29	19,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	III	—	—	—	—	—
63	25—29	19,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
64	31—26	19,9	III	ABC	III	C	III	ABC	I	BC	—	—	I, III	III	III	II	IV—IV	—	—	14
65	25—26	20,0	—	—	—	—	III	A	—	—	—	—	—	—	I	II	II—IV	+—	—	15
66	10—16	20,6	—	—	—	—	III	ABC	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

(Продолж. табл. 7)

№	№ особи и выводка № des Indiv. und der Zucht	Женские участки на крыльях в % к общей поверхности крыльев Weibliche Bezirke auf den Flügeln	Усики Antennen: правый rechte: передние отростки vordere Fiedern: степень изменения	правый rechte: передние отростки vordere Fiedern: характер изменения	правый rechte: задние отростки hintere Fiedern: степень изменения	правый rechte: задние отростки hintere Fiedern: характер изменения	левый linke: передние отростки vordere Fiedern: степень изменения	левый linke: передние отростки vordere Fiedern: характер изменения	левый linke: задние отростки hintere Fiedern: степень изменения	левый linke: задние отростки hintere Fiedern: характер изменения	VIII сегмент 8. Segment Bursa copulatrix, Ostium bursae: справа rechts	VIII сегмент: слева links	IX сегмент 9. Segment Valvae: правая rechte	IX сегмент: левая linke	X сегмент 10. Segment Uncus	Половые железы Geschlechtsdrüsen	Vasa deferentia	Vesiculae seminales, glandulae accessoriae	Ductus ejaculatorius	Рисунок (Табл. III—V) Abbildung (Taf. III—V)
67	24—29	21,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
68	10—4	21,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	I	IA—I	—	—	16
69	23—29	22,6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
70	21—18	23,2	—	—	—	—	—	—	—	—	O.	O.B.	I, III	III	III	I	I—I	—	+	17
71	9—19	24,2	—	—	—	—	I	ABC	I	BC	—	—	—	—	I	II	III—I	—	—	18
72	17—14a	24,7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	I, III	III	III	IV—IV	—	—	19
73	16—2	25,1	—	—	III	C	—	—	I	C	—	—	—	—	III	I	III—IV	+—	—	20
74	2—16	25,5	II	C	—	—	II	C	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
75	23—29	25,9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
76	11—16	27,4	—	—	—	—	—	—	—	C	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
77	27—29	32,4	—	—	—	—	I	BC	—	C	—	—	—	—	I	—	—	—	—	—
78	26—29	35,4	IV	B	—	—	I	B	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
79	28—26	43,4	III	BC	—	—	I	B	IV	C	—	—	—	—	I	I	I—	+—	—	21
80	8—14a	49,3	I	AC	II	BC	—	—	—	—	O.B.	—	—	—	IV	II	IV—IIA	—	—	22
81	3—6	53,6	—	—	I	C	III	BC	IV	C	—	—	—	—	II	IV—IV	IVBC—IVBC	++	—	23
82	9—14a	56,0	—	—	IV	C	—	—	III	C	—	—	—	—	III	II	I—	—	—	23c
83	9—13к	56,1	I	AC	II	C	III	ABC	III	BC	—	—	—	—	I	IV	IVC—IV	++	—	24
84	26—29	56,7	III	AC	I	B	III	AC	I	C	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
85	1—A	57,2	III	AC	I	C	I	C	I	C	—	—	III	—	II	II	III—II	—	—	25
86	10—19	59,2	III	AC	II	C	I	BC	—	—	—	O.B.	—	—	III	III	III—IVA	++	—	26
87	26—29	60,6	II	AC	—	—	I	B	—	—	—	—	—	—	I	—	—	—	—	—
88	20—10a	69,7	II	ABC	IV	AC	I	B	I	BC	O.B.	O.B.	—	—	IV	I	IV—	—	—	27
89	5—6	80,2	IV	AC	III	C	IV	A	I	AB	O.	O.	—	—	III	IV—IV	IVC—IVBC	+—	+	28
90	18—14a	81,8	—	—	—	—	I	AC	—	—	O.	O.B.	—	—	IV	II—IV	II—III	—	—	29
91	26—29	84,6	IV	AC	IV	AC	IV	AC	IV	A	—	—	—	—	I	IV—IV	IV—IV	—	—	—
92	20—11к	85,2	IV	ABC	III	A	III	AB	III	C	O.B.	+O.	+	—	IV	IV—IV	IV—IV	—	—	30
93	26—29	89,2	IV	AC	IV	AC	III	AB	III	AC	O.	O.Б.	—	—	—	IV—IV	IV—IV	—	—	—

Обозначения (к табл. 7 и 9). Усики: I—изменено не более $^1/_4$ всех отростков, II—изменены $^1/_2$—$^3/_4$ всех отростков, III—изменено более $^3/_4$ всех отростков, IV—изменены все отростки; A—женские отростки, B—отростки промежуточного типа, C—отростки разделены на внутреннюю, женскую и наружную, мужскую части, D—женская часть отростка или зачаток ее расположены с наружной стороны. Uncus: I—uncus расщеплен, II—uncus расщеплен, есть женские участки, III—uncus расщеплен и лопастевидный, IV—вместо uncus—papillae anales. Valvae: I—добавочные valvae, II—добавочные valvae с отверстием, III—добавочные valvae с отверстием и мешком. Bursa copulatrix: O—ostium bursae, или lamella antevaginalis, B—bursa copulatrix. Половые железы: I—уродливы, II—частью разделены, III—полностью разделены, IV—есть яичниковые трубки. Vasa deferentia: I—вздутия на прилегающей к семеннику части, II—большие вздутия, III—разделение на трубки, IV—хорошо развитые яйцевые трубки; A—vas deferens отделен от яйцевых трубок, B—vas deferens прерван, передняя часть соединена с яйцевыми трубками, C—vas deferens неразвит в большей своей части. Vesiculae seminales и gl. accessoriae: + уродливы. Ductus ejaculatorius: + разделен на два. В № 92 в разделе valvat + мешок на IX сегменте, но нет добавочной valva, + между O и OB,—зачаток oviductus communis на VIII сегменте.

Примечания: 1. У особей, отмеченных жирным шрифтом, кроме № 93 внутренние органы не исследовались.

2. В крайней правой колонке указаны рисунки на табл. III—V (Зоол. журн., т. XIV в., I, 1935), на которых изображены половые органы соответственных особей. В табл. IV и V по недосмотру пропущены в двух местах обозначения рисунков, поэтому необходимо сделать следующие поправки.

На табл. V (стр. 156) в обозначениях номеров рисунков следует вместо рис. 29 читать рис. 30, а рисунок без номера, помещенный между рис. 28а и 29, следует пометить рис. 29; на табл. IV (стр. 155) рисунок без номера, помещенный над рис. 23а, следует пометить рис. 23 с.

В объяснении к рисункам на табл. III, IV и V, на русском языке (стр. 157) и на немецком (стр. 158) следует вместо напечатанного 23—81 читать: 23—81, 23с—82, а вместо 26—88, 27—89, 28—92 следует читать 26—86, 27—88, 28—89, 29—90, 30—92.

Bezeichnungen auf den Tabellen 7 und 9. Antennen: I—verändert ist nicht mehr als $^1/_4$ aller Fiedern, II—verändert sind $^1/_2$—$^3/_4$ der Fiedern, III—verändert sind mehr als $^3/_4$ der Fiedern, IV—verändert sind alle Fiedern; A—weibliche Fiedern, B—Fiedern intermediären Typus, C—die Fiedern sind in einen männlichen und weiblichen Teil geteilt, D—der äussere, rudimentäre Teil der Fieder ist weiblich. Uncus: I—gespaltet, II—gespaltet, weibliche Teile vorhanden, III—gespaltet und lappenförmig, IV—anstatt Uncus—Pap. anales. Valvae; I—überzählige Valva, II—überzälige Valva mit Öffnung; III—überzählige Valva mit Öffnung und Sack. Bursa copulatrix: O—Ostium Bursae oder Lamella antevaginalis, B.—Bursa copulatrix. Gonaden: I—misgestaltet, II—teilweise geteilt, III—vollständig geteilt, IV—Eiröhren vorhanden Vasa deferentia: I—Blasen in den Hoden anliegenden Teil, II—grosse Blasen, III—Auflösung in Schläuche, IV—gut entwickelte Eiröhren; A—Vas deferens von der Gonade getrennt, B—Vas deferens unterbrochen, der Vorderteil mit der Gonade verbunden, C—Vas deferens in seinem grössten Teil nicht entwickelt. Vesiculae seminales und Gl. accessoriae: + missgebildet. Ductus ejaculatorius: + zweigespaltet. In № 92: + in der Rubrik Valvae—ein Bläschen auf den 9. Segment, doch fehlen überzählige Valvae, + zwischen O, und O. B.—Anlage des Oviductus communis des 8. Segments. Anmerkung. Bei den mit Fettdruck gekennzeichneten Individuen (eine Ausnahme bildet № 93) wurden die innere Organe nicht untersucht.

На таблице 6 не приводятся изменения крыльев. Классификация по крыльям приводится Гольдшмидтом в другом месте (1929), но к сожалению не указывается, в какой мере классификация интерсексов по крыльям соответствует классификации по другим органам. На всех вышеуказанных стадиях крылья изменены, изменение идет постепенно до вполне женских по величине и строению крыльев с ничтожными участками серой (мужской) окраски и с мужскими чешуйками.

Из этой таблицы видна совершенно определенная последовательность изменений. Первыми изменяются крылья. Далее изменение замечается в копулятивном аппарате (uncus), наконец в усиках. Наиболее стойким оказывается кольцо IX сегмента. Совершенно не изменяется penis. К сожалению в своей схеме Гольдшмидт не указывает, на какой степени интерсексуальности появляются лишние valvae и

зачатки gland. sebaceae,—изменения, в свое время отмеченные Гольдшмидтом (1920, 1921).

Для сравнения наших данных с данными Гольдшмидта будет служить табл. 7, составленная Головинской (с некоторыми моими дополнениями и исправлениями) на основании исследования по всем органам 61 интерсекса, т. е. всех интерсексов, полученных в 1927 г. кроме тех, которые случайно сильно обтерлись и не могли быть классифицированы по крыльям.[1] Таких было всего 6 экземпляров с измененными крыльями, но с нормальным копулятивном аппаратом и усиками. Внутренние органы их не исследовались, но ввиду того что эти самцы употреблялись для скрещиваний и все дали нормальное потомство, нужно думать, что и половой аппарат у них не был изменен. Из этой таблицы мы видим, что если разделить интерсексов по крыльям на 6 классов Гольдшмидта, то в первом классе (изменено не более 5—6% всей площади крыла) мы будем иметь 23 особи; из них у 16 особей изменены только крылья, у одной—только uncus, у трех—крылья и uncus, у трех—крылья и усики; во втором классе (изменено 6—20% всей поверхности крыльев) имеется 19 особей, из них у трех изменены только крылья, у четырех—крылья и uncus, у пяти—усики и крылья, у семи—крылья, усики и uncus; в третьем классе (изменено 20—50% всей поверхности крыльев) всего 9 особей, из них у двух изменены только крылья, у двух—крылья и uncus, у двух—крылья и усики, у трех—крылья, усики и uncus; в четвертом классе (изменено 50—75% всей поверхности крыльев) имеется 6 особей, у всех изменены крылья, усики и uncus, наконец в пятом классе (изменено более 75% всей поверхности крыльев) все 3 особи также несут изменения на усиках, крыльях и uncus. Кроме того, начиная со второго класса по Гольдшмидту, у некоторых особей наблюдаются изменения и на VIII сегменте: во втором классе—у двух особей, в третьем—у двух, в четвертом—у трех, в пятом—у всех трех особей.

Изменения в половом аппарате намечаются уже у первого класса (окраска семенников, начало образования яйцевых трубок). Из этих данных и даже из поверхностного рассмотрения таблицы мы видим большие разногласия между схемой Гольдшмидта и тем, что получается у нас.

Те особенности, которые по Гольдшмидту появляются только в четвертом классе: (начало образования яйцевых трубок и начало изменения усиков), встречаются уже в первом классе. Далее, нет той последовательности в изменении усиков, которая характерна для интерсексов Гольдшмидта, могут быть изменены задние отростки при неизмененных передних, изменяется очень часто только небольшая часть отростков, но иногда изменяется сильно.

Однако, если мы всмотримся в таблицу, то мы увидим, что полной беспорядочности в изменениях, о которой говорил Гольдшмидт, нет. Чем сильнее изменение в крыльях, тем больше изменений в других системах и тем сильнее изменены эти системы, но правило это не безусловно действительно для каждой отдельной особи. Яснее мы можем видеть эту закономерность на табл. 8, где все особи разбиты на классы по изменению крыльев (классовый интервал—10% измененной площади), а изменения по трем системам сведены в три класса: первый—изменена одна система, второй—изменено две системы и третий—изменены все три системы. Отношение отдельных классов по из-

---

[1] Кроме того в эту таблицу мной включены данные по 32 интерсексам, полученным в результате сочетания F сильного с двумя M слабыми (см. ниже); эти данные отпечатаны жирным шрифтом.

менению систем представлено на таблице в действительных числах и в процентах к общему числу особей каждого класса по изменению крыльев.

Таблица 8 Tabelle 8

Связь между степенью изменения крыльев и числом измененных других органов
Beziehung zwischen dem Veränderungsgrad der Flügel und der Zahl anderer veränderten Organe

% измененной площади крыльев Veränderte Flügeloberfläche in % der Gesamtfläche der Flügel	*n*	Число измененных органов Zahl der veränderten Organe				
		1	2			3
			Uncus и крылья Uncus und Flügel	Усики и крылья Antennen und Flügel	Всего	
0—10	27	19 (70%)	4	4	8 (30%)	—
10—20	15	1 (7%)	3	5	8 (53%)	6 (40%)
20—30	8	2 (25%)	1	2	3 (37,5%)	3 (37,5%)
30—40	—	—	—	—	—	—
40—50	2	—	—	—	—	2 (100%)
50—60	5	—	—	—	—	5 (100%)
60—70	1	—	—	—	—	1 (100%)
70—80	—	—	—	—	—	—
80—90	3	—	—	—	—	3 (100%)
Σ	61	22	8	11	19	20

Из этой таблицы видно, что чем сильнее изменены крылья, тем больше шансов ожидать изменений и в других системах органов. Здесь мы привели для наглядности изменения только по трем органам: крылья, усики и uncus. То же самое можно сказать и о других системах. Далее, наиболее сильные изменения в крыльях связаны с более сильными изменениями в прочих органах. Действительно в большинстве случаев при слабом изменении крыльев мы видим только первые стадии изменения в uncus (расщепление) и слабые изменения в усиках, обычно затрагивающие небольшие участки. У наиболее сильно измененных по крыльям особей мы в огромном большинстве случаев видим очень сильные изменения в других органах. Таким образом уже на основании исследования 61 экземпляра мы имеем возможность говорить о неабсолютной, но все же достаточно определенной зависимости между изменениями в различных органах. К сожалению очень трудно выразить степень изменения численно ввиду разнообразного характера изменений, но в одном случае такая возможность имелась; это касается отношений между площадью измененных крыльев и числом измененных отростков на усиках. Вычисления, произведенные Головинской, дают коефициент корреляции между изменением этих двух признаков, равный $0{,}50 \pm 0{,}13$.

Таблица 9 Tabelle 9

Изменение усиков и копулятивных органов у интерсексов 1928 г.
Veränderungen der Antennen und des Kopulationsapparats bei Intersexen des Jahres 1928

№	№ экземпл. и выводка № d. Exeml. und d. Zucht	Усики Antennen								Копулят. органы Kopulationsorgane				
		правый rechte				левый linke				Xc.	IX c. Valvae		VIII c. Bursa copulatrix ostium bursae	
		передние отростки vordere Fiedern		задние отростки hintere Fiedern		передние отростки vordere Fiedern		задние отростки hintere Fiedern						
		количество	характер изменения	количество	характер изменения	количество	характер изменения	количество	характер изменения	uncus	справа rechts	слева links	справа rechts	слева links
1	14—14 к.	—	—	—	—	I	AC	—	—	—	—	—	—	—
2	22—22 к.	IV	AC	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	22—15 к.	II	AB	—	—	III	BC	—	—	—	—	—	—	—
4	19—15 к.	IV	ABC	—	—	IV	BC	—	—	—	—	—	—	—
5	12— 4 к.	I	B	I	B	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6	16—17 к.	I	C	I	C	II	AC	—	—	—	—	—	—	—
7	20—17 к.	—	—	—	—	II	AB	I	B	—	—	—	—	—
8	27—15 к.	I	BC	I	C	I	BCD	I	B	—	—	—	—	—
9	56—17 к.	IV	ABCD	—	—	III	AB	—	—	I	—	—	—	—
10	35—18	II	AC	I	C	I	C	—	—	I	—	—	—	—
11	16—10 к.	IV	A	III	C	II	AC	I	AC	I	—	—	—	—
12	34—15 к.	II	BC	III	C	III	C	III	C	I	—	—	—	—
13	16—37 к.	II	BC	I	C	—	—	—	—	I	—	—	—	—
14	6—22 к.	II	AC	III	BC	—	—	—	—	I	—	—	—	—
15	24—15 к.	IV	B	I	B	IV	ABC	—	—	I	—	—	—	—
16	25—15 к.	IV	BC	III	BD	III	CD	—	—	I	—	—	—	—
17	31—24 к.	III	BCD	—	—	IV	B	—	—	I	—	—	—	—
18	39—24 к.	IV	BC	III	B	I	BCD	I	B	I	—	—	—	—
19	21—17 к.	II	C	I	C	III	BC	—	—	I	—	—	—	—
20	14—10 к.	IV	A	III	C	II	ABC	I	C	I	I	—	—	—
21	1—A к.	III	BC	II	BC	I	BC	IV	BC	II	—	—	—	—
22	47—69	IV	A	IV	AB	IV	A	IV	AC	II	—	—	—	—
23	42—15 к.	III	ABCD	IV	BC	III	ABCD	I	C	II	—	—	—	—
24	17—15 к.	II	BC	—	—	III	BC	III	BC	II	—	—	—	—
25	35—15 к.	II	BC	III	C	III	ABCD	III	C	II	—	—	—	—
26	28—15 к.	I	BC	II	C	II	BC	—	—	II	—	—	—	—
27	6—10 к.	I	B	—	—	III	B	—	—	II	—	—	—	—
28	1— 9 к.	I	B	—	—	II	B	III	C	II	—	—	—	—
29	29—15 к.	III	B	I	C	IV	ABC	—	—	II	—	—	—	—
30	16—15 к.	IV	ABC	IV	BC	II	BCD	I	B	II	—	—	—	—
31	18—15 к.	II	BC	—	—	I	BC	—	—	II	—	—	—	—
32	17—24 к.	III	AB	—	—	I	B	I	B	II	—	—	—	—
33	3—19 к.	IV	A	IV	ABC	IV	AB	IV	CD	II	I	—	—	—
34	37—70	III	ABCD	IV	AB	IV	ABCD	III	C	II	I	—	—	—
35	46—17 к.	III	BC	IV	BC	IV	AB	IV	BC	II	II	—	O	O
36	8—69	IV	AC	IV	C	IV	AC	III	C	III	—	—	—	—
37	34—24 к.	II	ABC	III	C	II	BC	IV	C	III	—	—	—	—
38	15—34 к.	III	B	—	—	II	AB	I	C	III	—	—	—	—
39	13—19 к.	III	AC	III	BC	II	A	II	AC	III	—	—	—	—
40	13—24 к.	I	B	—	—	II	BC	II	C	III	—	—	—	—
41	10—10 к.	III	AB	IV	BCD	II	AB	II	AB	III	—	—	O	—
42	21—15 к.	IV	AC	III	ABC	III	ABC	II	BC	III	I	I	—	O. B
43	32—15 к.	IV	ABCD	III	B	IV	BC	IV	BC	III	—	I	O	O
44	38—24 к.	IV	ABC	I	B	IV	BC	I	AC	IV	—	—	—	—
45	26—24 к.	II	ABC	II	B	IV	BC	IV	C	IV	—	—	O	—
46	33—24 к.	IV	A	IV	BC	IV	AD	I	C	IV	—	—	—	O. B.
47	40—24 к.	II	ABC	I	BC	IV	AB	III	BC	IV+I	I	—	O	—
48	40—24 к.	IV	AC	II	BC	IV	ABC	IV	A	IV	I	—	—	O

На табл. 9 приводятся данные по исследованию усиков и копулятивного аппарата по данным 1928 г., причем особи расположены в порядке степени изменения копулятивного аппарата. Обследованию были подвергнуты особи, имевшие не менее 50% измененной площади всех крыльев. Мы видим, что опять-таки вышеуказанное правило и здесь действительно: чем сильнее изменен копулятивный аппарат, тем более охвачены изменениями и усики. Если мы будем рассматривать каждый ряд отростков отдельно, мы увидим, что при неизмененном копулятивном аппарате все ряды отростков изменены у меньшинства, с увеличением изменений копулятивного аппарата все возрастает процент особей со всеми измененными рядами отростков, при наиболее сильном изменении uncus уже у 100% особей изменены все ряды отростков. (табл. 10).

Таблица 10 Tabelle 10

Связь между изменением uncus и количеством измененных рядов отростков усиков
Beziehung zwischen der Veränderurg des Uncus und der Zahl veränderter Fiederreihen an der Antennen

Степень изменения Veränderungsgrad	n	Количество измененных рядов отростков Zahl der varänderten Fiederreihen			
		1	2	3	4
0	8	2 (25%)	4 (50%)	1 (12,5%)	1 (12,5%)
I	12	—	4 (33,3%)	4 (33,3%)	4 (33,3%)
II	15	—	2 (13%)	4 (27%)	9 (60%)
III	8	—	—	2 (25%)	6 (75%)
IV	5	—	—	—	5 (100%)

Мы видим из табл. 7, что первые стадии интерсексуальности обычно сказываются в изменении только крыльев, однако нередко даже слабое изменение крыльев сопровождается изменением в усиках или uncus. При исследовании всего обширного материала 1928 г. мы также находим в огромном большинстве случаев при изменении только одного органа изменения в крыльях; значительно реже, всего у 2,22% (56 экз.) всех исследованных интерсексов, мы нашли изменения только в uncus, еще реже только в усиках, у 0,16% (4 экз.), и в усиках и uncus при неизмененных крыльях у 0,12 (2 экз.). Как пример относительной частоты изменений какого-нибудь одного органа при начальной интерсексуальности я привожу табл. 11—результат исследования потомства одной пары, где встретилось сравнительно большое количество с измененным одним только uncus. Здесь все же больше всего особей с измененными одними только крыльями.

В большинстве случаев, когда мы наблюдали изменения только в uncus или в усиках, эти изменения были относительно незначительны: uncus только слегка раздвоен, в усиках изменено немного отростков, и степень изменения невелика: легкое укорочение или начало разделения на мужскую или женскую части отростка.

Таким образом и в начальной стадии интерсексуальности мы видим известную закономерность; в огромном большинстве случаев она начинается с крыльев.

№ 31. 1928 Изменения в разных системах органов
Veränderungen in den verschidenen Organsystemen

Система органов Organe	Усики Antennen	Копулятивный аппарат Kopulationsapparat	Крылья Flügel	Усики и копулят. апп. Antennen und Kopulationsapp.	Усики и крылья Antennen und Flügel	Копулят. аппарат и крылья Kopulationsapp. und Flügel	Копулят. апп., усики и крылья Kop.-app., Antennen und Flügel
Число экземпляров. Zahl der Individuen	—	9	30	1	5	38	10

Какой орган чаще изменяется при измененных крыльях, сказать трудно. Из табл. 7 видно, что из 61 экземпляра при 19 экземплярах с изменением в 2 органах имеется 11 экземпляров с измененными усиками и крыльями и 8—с измененным uncus и крыльями, т. е. приблизительно одинаковое количество. То же мы находим и в большинстве выводков 1928 г. Однако иногда мы находим и другие отношения.

Из табл. 11 (выводок № 31 1928 г.) мы видим, что в определенных выводках может быть значительно большее количество особей с измененными uncus и крыльями. Но у этого выводка имеются и некоторые другие особенности: в нем найдено 8 особей с изменениями только на uncus. Как уже было указано, вообще такие особи очень редки. Интересно отметить, что такая особенность наблюдается только в определенных немногих линиях. Особенно резко это выражено в выводке № 8 1928 года (ч. I, табл. 7, № 7), где из 16 интерсексов только один имел измененные крылья, у прочих же 15 был измечен только uncus. Повидимому эта особенность наследственна: в потомстве от скрещивания особей из этого выводка между собою все интерсексуальные самцы несли изменения только на uncus.

Таким образом правило, что первыми изменяются крылья, действительно не для всех выводков, и в определенных линиях могут наблюдаться уклонения. Таких выводков у нас случайно было очень немного. Для них, наоборот, правилом будет являться появление первых изменений на uncus. Возможно, что при определенном отборе нам удалось бы выделить линии с появлением первых изменений на усиках.

Сравнивая наши данные с той закономерностью, которая указана Гольдшмидтом в его таблице (табл. 6) мы видим, что у наших интерсексов существует подобная же закономерность, но не так строго выраженная. Так же изменения начинаются с крыльев. Так же с увеличением степени интерсексуальности в одних органах увеличивается степень интерсексуальности в других.

Резкое различие наблюдается в изменениях усиков и выводящих путей полового аппарата; по Гольдшмидту они появляются на высших степенях интерсексуальности при далеко зашедших изменениях всех прочих органов, в наших случаях такие изменения можно наблюдать нередко (а на усиках как правило) на самых низших ступенях интерсексуальности, в редких случаях даже при неизмененных прочих органах (изменение усиков).

Гольдшмидт строит свои выводы на исследовании огромного (много тысяч) материала и подчеркивает получившееся различие в результатах. Однако его прежнее утверждение, что в наших случаях изменение идет совершенно неправильно (völlig regellos), как мы видели, не соответствует действительности.

Как уже было сказано вначале, Голдьшмидт в своих последних работах радикально изменил свой взгляд на „беспорядочность" выражения интерсексуальности у наших интерсексов и даже приводит (1934, 8, стр. 57) в доказательство наличия определенной статистической закономерности в изменениях таблицу, составленную по моим данным, но по несколько другой системе, чем только что разобранные нами; более того,—он приводит все свои соображения как бы в опровержение моих взглядов (надо отметить, что на определенную закономерность я указывал еще в 1930 г. в предварительном сообщении, напечатанном на немецком языке, откуда Гольдшмидт берет данные для своей таблицы).

Все же в силе остается большая неправильность в изменениях различных органов у отдельных индивидуумов, а в некоторых случаях различная последовательность в изменении органов в определенных линиях. Кроме того резким отличием является появление как правило изменений в усиках на первых степенях интерсексуальности, что отмечается решительно во всех выводках, где были слабо выраженные интерсексы (а не только у отдельных особей).

Являются ли эти отличия принципиальными или же второстепенными?

Уже в главе четвертой я указывал, что у нас имелось небольшое количество интерсексуальных самцов, полученных в результате сочетания сильного F и двух слабых M.

В первой части работы было отмечено, что исследование этих интерсексов дало совершенно другие результаты, чем мы находим у Голдьшмидта. Правда, в моем распоряжении было ничтожное количество материала сравнительно с материалом Гольдшмидта — всего 32 особи. Но отсутствие порядка в изменении органов, указанного Гольдшмидтом, даже в таком небольшом материале показывает, что это нарушение закономерности является не редким исключением, но правилом. Если мы весь материал (см. табл. 7, а также ч. I табл. 2) распределим по изменениям крыльев по классам Гольдшмидта (I кл. до 6% измененной площади крыльев, II—6—20%, III—20—50%, IV—50—75%, V—свыше 75%), то мы получим картину, близкую к тому, что мы получили у наших интерсексов. Действительно в I классе будет всего 6 особей, у четырех из них изменены только крылья, у одной uncus и крылья, у одной усики и крылья. Во II кл. (17 особей) у семи изменены только крылья, у четырех uncus и крылья, у четырех усики и крылья, у двух uncus, усики и крылья, в III классе (5 особей) у четырех изменены только крылья, у одной усики, uncus и крылья; в IV классе (2 особи) у одной изменены усики и крылья, у другой усики, uncus и крылья, в V классе (2 особи) у одной изменены усики, uncus и крылья и у одной усики и крылья. Следует еще добавить, что у одной особи найдена настоящая bursa copulatrix на правой стороне и зачаток ostium bursae и lamella antevaginalis на левой стороне VIII стернита, кроме того у двух особей найдены хорошо развитые яйцеводы типа, изображенного на табл. IV рис. 19. Все это признаки, которые не были найдены у интерсексов Гольдшмидтом. Интересно отметить, что при таком сильном изменении внутренних половых органов у одной особи uncus был только раздвоен, а у другой нормален, чего мы ни разу не находили у исследованных по

строению внутренних органов наших интерсексов. Там при таком сильном изменении выводящих протоков uncus изменен очень сильно, он или вполне или в большей части принимает уже форму pap. anales (ср. на табл. 7, № 88, 89, 90, 92 и 91, 93).

Таким образом даже исследование такого небольшого количества интерсексов, полученных от скрещивания различных рас, показало огромную разницу сравнительно с тем, что наблюдалось Гольдшмидтом. Более того эта группа еще более не подходит под схему Гольдшмидта, чем наши интерсексы, показывая большее несоответствие не только с распределением изменений по классам, но и сильное несоответствие в степени изменения различных органов. Здесь наблюдается еще большая „беспорядочность", выражаясь по Гольдшмидту, чем у наших интерсексов. Но в общем они стоят по характеру изменений довольно близко к нашим. Мы умышленно включили их в таблицу наших интерсексов (табл. 7), выделив только особым шрифтом, чтобы можно было видеть, что это включение общей картины не меняет. Единственный пункт, по которому они стоят ближе к интерсексам Гольдшмидта, чем к нашим,—это характер изменения усиков. У наших интерсексов, правда не слишком часто, мы наблюдаем изменение на задних отростках при нормальных передних (по Гольдшмидту, как было уже указано, всегда сначала изменяются передние отростки). Из 138 отмеченных на наших таблицах (7 и 9) измененных усиков только у семи наблюдается такой тип изменения. Ни у одного из 32 исследованных интерсексов, полученных в результате скрещивания разных рас, такого изменения не обнаружено. Если изменяется только один ряд, то это всегда передний. Однако, если мы сравним число усиков, исследованных подробно нами у наших интерсексов, с тем числом измененных усиков, которое было обнаружено у интерсексов, полученных нами в результате скрещивания разных рас (всего 18 усиков), то ясно, что ввиду сравнительной редкости такого изменения при таком малом числе исследованных особей оно могло просто не встретиться и вовсе не значит, что оно вообще при таких скрещиваниях не получается.

Такая огромная разница в характере изменений, полученных при совершенно аналогичных скрещиваниях, заставляет искать ее причину. Нам известно из исследований Гольдшмидта, что иногда характер изменений зависит от того, какая была взята для скрещивания раса,—например тип Гифу женской интерсексуальности, когда получаются мозаичные женские интерсексы, на первый взгляд почти не отличимые от самцов-интерсексов. Мы видели, что в наших опытах в некоторых линиях появляются определенные особенности в выражении интерсексуальности (изменения только uncus). В наших скрещиваниях участвовали японская сильная раса неизвестного происхождения и несколько слабых рас, словом, у нас получились сочетания F японской расы с: 1) M—Самарканд, 2) M—Бухара и 3) M—Воронеж. M—Воронеж. M—Бухара и M—Самарканд были и в скрещиваниях Гольдшмидта, но никаких ненормальностей и уклонений от его схемы он в результате этих скрещиваний не получил, по крайней мере он об них не упоминает. Возможно, что все ненормальности вызваны японской расой неизвестного происхождения. Поэтому я поставил ряд скрещиваний с сильной расой, полученной от Гольдшмидта (Акита).

В результате этих скрещиваний при сочетании F Акита с M кахетинской и винницкой линий я к сожалению получил всего 29 слабых интерсексов, по изменению крыльев не сильнее третьего класса Гольдшмидта. У наших интерсексов даже при таком сравнительно слабом изменении крыльев мы находили у значительной части

изменения усиков (см. табл. 7), причем это изменение, как было уже отмечено, встречается не реже, чем изменение uncus. У девяти из полученных 29 интерсексов оказался измененным uncus, но усики у всех были совершенно нормальны. Таким образом здесь по всей вероятности мы имеем дело с той же стойкостью усиков, которую отмечал Гольдшмидт у своих интерсексов. Во всяком случае здесь наклонность к изменению в усиках меньшая, чем в линии, исследованной ранее.

С определенной закономерностью мы встречаемся не только при сравнении степени изменения различных групп органов, но и при исследовании изменений отдельного органа. Правда, это обнаруживается далеко не везде.

В целом ряде органов мы замечаем резкую мозаичность. Особенно резко она выражена в окраске и строении чешуек на крыльях. Там может быть или чисто мужской или чисто женский участок, ни в одном случае нами не отмечено переходных участков или посветления мужских участков, на которые указывал в свое время Минами (1924) при исследовании интерсексов, полученных Гольдшмидтом. Мозаичность в довольно сильной степени отмечается и на измененном uncus. Нередко на одной и той же стороне при полном превращении одной части в pap. analis другая часть сохраняет вполне мужское строение. Но наряду с этим имеются и строго переходные формы, особенно в случае несильных изменений: легкое расщепление на конце uncus, раздвоение uncus. Особенной закономерности в распределении мужских и женских участков незаметно.

Другое дело в усиках; там несмотря на сильную мозаичность мы замечаем за очень редкими исключениями строгую закономерность в случае разделения отростка на мужскую и женскую части. Внутренняя сторона делается женской, наружная остается мужской. Среди детально исследованных нами многих десятков измененных усиков мы только на 13 усиках, притом на немногих отростках, обнаружили отщепление женских участков на наружной стороне отростка, но ни в одном случае нет образования полного женского отростка, что нередко наблюдается в тех случаях, когда происходит расщепление на внутреннюю, женскую, и наружную, мужскую, части.

Таким образом, разобрав взаимоотношения между изменением отдельных частей организма в сторону интерсексуальности, мы приходим к следующим выводам: имеются налицо большие противоречия с тем, что дается в схеме Гольдшмидта, — именно нет определенной последовательности изменений: крылья — uncus — усики. Изменения могут начинаться с любого из этих органов,—правда, с uncus и усиков очень редко. Даже у слабо измененных наших интерсексов мы находим изменения в усиках. Но хотя изменения наших интерсексов не укладываются в схему Гольдшмидта, все же наблюдается определенная закономерность: 1) в огромном большинстве случаев, если изменяется только один орган, это будут крылья; 2) между изменением отдельных органов существует хотя и не полная, но в достаточной степени ясно выраженная корреляция; 3) в мозаичном изменении некоторых органов наблюдается определенная закономерность. Различие между нашими и полученными Гольдшмидтом интерсексами не является принципиальным, так как у полученных нами в результате скрещивания сильных и слабых рас интерсексов отмечаются те же уклонения от схемы Гольдшмидта, что и у наших интерсексов; более того, там наблюдается еще меньшая корреляция между степенью изменения в различных органах.

Таким образом высказанное нами на основании предварительных данных утверждение об отсутствии принципиальной разницы по ос-

новным морфологическим данным после детального обследования остается нисколько не поколебленным.

Мы остановились подробно на разборе этого вопроса, хотя Гольдшмидт в последних своих работах и отказался от своих прежних взглядов и в настоящее время признает определенную статистическую закономерность в выражении интерсексуальности и у наших интерсексов. Для нас важно было подчеркнуть как наличие определенной общей закономерности, так и сильное нарушение ее при выражении интерсексуальности у отдельных особей, что имеет большое значение при обсуждении вопроса о поворотном пункте (см. ниже). Далее важно было окончательно установить отсутствие принципиального различия между интерсексами, полученными в результате скрещивания сильных и слабых рас и нашими интерсексами. Последнее особенно важно потому, что, как видно из введения к этой части работы, появление наших интерсексов никоим образом не может быть подведено под общую схему Гольдшмидта, и предложенное им в последних работах объяснение оказалось совершенно несостоятельным.

VIII. ВЫРАЖЕНИЕ И ПРОЯВЛЕНИЕ ИНТЕРСЕКСУАЛЬНОСТИ В ОТДЕЛЬНЫХ СКРЕЩИВАНИЯХ

В первой части моей работы я показал, что наследование особенности давать интерсексов при скрещивании со слабыми (европейскими) или стоящими на границе между слабыми и нейтральными (среднеазиатскими) расами идет в основном совершенно по тем же законам, что и в опытах Гольдшмидта при аналогичных скрещиваниях. Посмотрим, существуют ли вообще определенные закономерности в выражении интерсексуальности по отдельным выводкам и насколько совпадают результаты наших скрещиваний и скрещиваний Гольдшмидта по степени выражения интерсексуальности в определенных сериях скрещиваний. Это сравнение возможно в известной степени провести, поскольку в распоряжении Гольдшмидта был ряд рас (слабых и полуслабых), полученных от меня, вследствие чего у него имеется некоторое количество скрещиваний с таким же сочетанием MM с сильным F, какие имеются у нас в сочетании с F наших интерсексуальных линий. Однако не всегда это сравнение возможно, так как в большинстве случаев у Гольдшмидта имеется сравнительно небольшое количество однотипных скрещиваний.

При определении степени интерсексуальности определенного самца Гольдшмидт руководился степенью изменения в крылях, разделивши по этому признаку всех интерсексов на 5 классов; к шестому классу он относит уже по другому признаку, — по изменениям в усиках. Как было показано в предыдущей главе, мы также в известной мере имеем право судить о степени интерсексуальности по величине изменения на крыльях, но полностью принять гольдшмидтовское разделение по классам мы не можем, так как изменения в усиках у нас наблюдаются уже у слабо измененных особей. Далее для разделения на классы мне пришлось принять несколько иную систему, чем Гольдшмидту, так как ввиду крайнего разнообразия в распределении женских участков на крыльях очень трудно провести сравнение с образцами, приведенными Гольшмидтом для каждого класса (1929, стр. 194). Я разделил всех интерсексов только по изменениям крыльев на 6 классов. В первый класс я включаю всех, у которых изменение имеется на других органах, но крылья остались нормальными, и особей с ничтожными, еле заметными женскими пятнами или полосками на крыльях. Во второй класс — с ясно заметными женскими участ-

ками, но занимающими значительно меньше 0,25 всей площади крыльев. К третьему классу относятся особи, у которых изменено приблизительно 0,25 всей площади крыльев, к четвертому — с изменением приблизительно 0,50, к пятому — 0,75 и к шестому — с почти полностью женскими крыльями. Следовательно по нашей классификации первый и второй классы Гольдшмидта соответствуют нашему второму классу. Третий класс Гольдшмидта (по рисункам) относится к нашему четвертому классу, четвертый класс Гольдшмидта к нашему пятому, пятый к шестому. Таким образом мы два класса Гольдшмидта соединяем в один и вводим два новых: первый с еле заметными изменениями крыльев и с изменениями на других органах при нормальных крыльях (последней группы у Гольдшмидта вообще нет) и третий класс— промежуточный между вторым и третьим Гольдшмидта. При таких условиях является вполне возможным сравнение наших и гольдшмидтовских данных. Результаты наших скрещиваний сведены на табл. 12—21. Пер-

Таблица 12 Tabelle 12

Полтавская линия

Linie Poltawa Inbreeding (M + M — Woronesh + Poltawa и Woronesh + Woronesh)

№	Скрещивания Kreuzungen	Выводок Zucht	%♂	%♂J.	♂J классов der Klassen				
					1	2	3	4	5
1	(2.1927)²	1.1928	25,2	25,0	—	1	1	—	—
2	(2.1927)²	2.1928	37,0	16,7	—	4	1	—	—
3	(2.1927)²	3.1928	46,4	29,4	2	5	1	—	—
4	(4.1927)²	4.1928	53,6	23,2	3	5	2	—	—
5	(4.1927)²	5.1928	9,8	100	1	9	2	—	—
6	(4.1927)²	6.1928	57,5	16,3	1	2	—	—	—
7	(6.1927)²	8.1928	50,3	18,2	16	—	—	—	—
8	(7.1927)²	10.1928	43,5	0	—	—	—	—	—
9	(7.1927)²	11.1928	46,4	22,7	—	2	3	—	—
10	(7.1927)²	12.1928	37,2	95,8	3	12	20	6	1
11	(7.1927)²	13.1928	37,3	25,0	4	5	2	—	—
12	(7.1927)²	14.1928	37,2	81,3	3	8	—	4	—
13	(7.1927)²	15.1928	61,1	0	—	—	—	—	—
14	(7.1927)²	16.1928	33,3	0	—	—	—	—	—
15	(8.1927)²	18.1928	41,6	41,2	2	1	2	1	—
16	(8.1927)²	19.1928	41,1	52,9	2	4	2	2	—
17	(10a.1927)²	21.1928	30,2	33,3	—	—	—	—	—
18	(10a.1927)²	22.1928	49,2	42,6	6	10	3	1	—
19	(10я.1927)²	23.1928	43,9	50,0	4	4	3	1	—
20	(8.1928)²	65.1929	62,5	55,6	5	—	—	—	—

Таблица 13 Tabelle 13

Скрещивания Полтава J × Одесса

Kreuzungen Poltawa J × Odessa (M + M — Woronesh + Odessa)

№	Скрещивания Kreuzungen	Выводок Zucht	%♂	%♂J	♂J классов der Klassen 1	2	3	4	5	6
1	37.1928 × Od.45 . . .	51к.1928	54,5	72,2	2	12	5	2	—	—
2	„ . . .	52к.1928	51,8	69,1	5	23	15	3	—	—
1	18.1928 × Od.45 . . .	41.1928	42,1	81,3	4	12	27	10	1	—
2	„ . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	„ . . .	43.1928	—	80,0	3	15	6	1	—	—
4	„ . . .	51.1928	26,4	100,0	—	3	4	7	1	—
5	„ . . .	52.1928	15,6	100,0	—	3	2	5	1	—
6	„ . . .	53.1928	47,3	32,7	2	10	3	—	—	—
1	26.1928 × Od.45 . . .	69.1928	37,9	100,0	—	4	10	18	14	1
2	„ . . .	70.1928	44,9	100,0	—	24	23	10	3	—
3	„ . . .	71.1928	53,3	65,2	7	24	17	3	1	—
1	17.1927 × Od.45 . . .	38.1928	32,5	97,1	2	10	10	5	2	—
2	„ . . .	39.1928	32,9	100,0	—	7	17	9	1	—
3	„ . . .	40.1928	35,5	96,7	4	12	27	10	1	—
1	21.1927 × Od.45 . . .	63.1928	42,6	88,9	1	18	10	9	1	—
2	„ . . .	64.1928	35,9	70,0	2	2	3	—	—	—
3	„ . . .	65.1928	55,7	22,9	6	8	5	—	—	—
1	37.1927 × Od.63 . . .	53к.1928	33,9	55,1	4	11	5	2	—	—
2	„ . . .	54к.1928	37,1	29,4	1	2	—	—	—	—

Таблица 14 Tabelle 14

Полтавская линия (41.1927)

Linie Poltawa (41.1927) Outbreeding

№	Скрещивания Kreuzungen	M + M	Выводок Zucht	%♂	%♂J	♂J классов der Klassen 1	2	3	4	5	6
1	41.1927 × Buchara . . .	Wor.+Buch.	12к.1928	0	—	—	—	—	—	—	—
2			13к.1928	0	—	—	—	—	—	—	—
3			33к.1928	0	—	—	—	—	—	—	—
4			45к.1928	2,3	83,3	—	5	4	—	—	—
5			30к.1928	23,8	100,0	—	—	—	—	—	—
6			7к.1928	27,8	96,5	—	—	4	3	13	2
7			34к.1928	28,2	100,0	—	3	10	14	6	—
8			27к.1928	31,3	100,0	—	4	17	11	1	—
9			36к.1928	36,0	100,0	1	—	—	2	—	—
10			17к.1928	41,4	100,0	2	12	25	11	3	1
11			14к.1928	48,7	97,1	2	3	14	4	—	—
12			46к.1928	49,1	100,0	2	18	10	4	—	—
13			18к.1928	50,0	100,0	3	19	17	7	—	—
14			21к.1928	51,4	95,6	—	18	18	4	1	—

№	Скрещивания Kreuzungen	M + M	Выводок Zucht	%♂	%♂J	♂J классов der Klassen 1	2	3	4	5	6
1	41.1927 × Fergana . . .	Wor. + Ferg.	1к.1928	0	—	—	—	—	—	—	—
2			5к.1928	0	—	—	—	—	—	—	—
3			20к.1928	0	—	—	—	—	—	—	—
4			28к.1928	0	—	—	—	—	—	—	—
5			35к.1928	0	—	—	—	—	—	—	—
6			6к.1928	23,9	83,3	1	—	1	—	—	—
7			42к.1928	27,4	100,0	—	1	3	1	—	—
8			10к.1928	30,0	100,0	—	2	6	2	4	—
9			41к.1928	30,6	100,0	—	—	4	3	1	—
10			32к.1928	36,6	91,6	—	3	5	6	2	—
11			40к.1928	41,0	80,0	—	—	2	1	—	—
12			31к.1928	42,7	100,0	—	2	3	5	—	—
13			4к.1928	47,1	95,7	7	21	8	4	1	—
14			16к.1928	50,0	50,0	1	4	—	—	—	—
1	41.1927 × (Wor. × Ferg.) 28к.1927	Wor. + Ferg. Wor. + Wor.	2к.1928	0	—	—	—	—	—	—	—
2			23к.1928	0	—	—	—	—	—	—	—
3			29к.1928	0	—	—	—	—	—	—	—
4			38к.1928	0	—	—	—	—	—	—	—
5			22к.1928	27,1	100,0	—	2	7	9	3	—
6			15к.1928	33,5	100,0	1	10	12	16	11	1
1	41.1927 × (Wor. × Ferg.) 31к.1927	Wor. + Ferg. Wor. + Wor.	11к.1928	0	—	—	—	—	—	—	—
2			43к.1928	4,7	100,0	—	—	—	—	—	—
3			19к.1928	5,1	100,0	—	—	1	2	2	—
4			39к.1928	27,9	91,6	—	9	2	1	—	—
5			37к.1928	39,3	96,3	1	9	8	4	—	—
1	41.1927 × (Wor. × Ferg.) 29к.1927	Wor. + Ferg. Wor. + Wor.	25к.1928	0	—	—	—	—	—	—	—
2			9к.1928	1,7	100	—	—	—	—	1	—
3			3к.1928	3,9	100	—	1	—	—	—	—
4			26к.1928	5,6	100	—	—	1	1	—	—
5			8к.1928	7,6	100	—	—	—	1	1	—
6			24к.1928	36,0	100	1	4	13	16	8	—
7			44к.1928	63,6	53,8	2	6	3	—	—	—

Таблица 15 Tabelle 15

Полтавская линия

Linie Poltawa (37.1927) Outbreeding

№	Скрещивания Kreuzungen	M + M	Выводок Zucht	%♂	%♂J	♂J классов der Klassen 1	2	3	4	5
1	37.1927 × Fergana	Wor. + Ferd	61к.1928	0	—	—	—	—	—	—
2			62к.1928	0	—	—	—	—	—	—
3			63к.1928	0	—	—	—	—	—	—
4			68к.1928	0	—	—	—	—	—	—
5			71к.1928	0	—	—	—	—	—	—
6			66к.1928	4,8	100,0	—	2	3	—	—
7			64к.1928	31,6	100,0	—	4	9	2	—
8			65к.1958	32,5	100,0	—	5	9	19	12
9			69к.1928	42,4	91,6	2	6	5	2	—
10			60к.1928	44,7	93,2	1	12	23	17	1
11			70к.1928	51,2	80,8	1	11	4	—	—
1	37.1927 × (Wor. × Ferg.) 23.1927	Wor. + Ferg. Wor. + Wor.	59к.1928	0	—	—	—	—	—	—
2			55к.1928	0	—	—	—	—	—	—
3			56к.1928	0	—	—	—	—	—	—
4			57к.1928	17,3	90,0	—	—	1	1	—
5			58к.1928	20,1	100,0	—	—	—	5	4

Таблица 16 Tabelle 16

Полтавская линия

Linie Poltawa (18.1927) Outbreeding

№	Скрещивания Kreuzungen	M + M	Выводок Zucht	%♂	%♂J	♂J классов der Klassen 1	2	3	4	5	6
1	18.1927 × Fergana . . .	Wor. + Ferg.	62.1928	1,6	100	—	1	—	1	—	—
2			58.1928	8,4	100	—	—	3	3	—	—
3			59.1928	31,4	100	—	2	14	15	6	—
4			61.1928	38,1	95,6	2	27	26	5	—	—
1	18.1927 × Buchara . . .	Wor.+Buch,	45.1928	0	—	—	—	—	—	—	—
2			46.1928	0	—	—	—	—	—	—	—
3			47.1928	0	—	—	—	—	—	—	—
4			54.1928	0	—		—	—	—	—	—
5			56.1928	1,1	100	—	—	—	—	1	—
6			48.1928	7,1	100	—	—	2	1	1	2
7			49.1928	13,3	100	—	1	—	1	4	1
8			44.1928	16,3	100	1	6	—	1	—	—
9			57.1928	21,9	100	—	1	4	11	9	1
10			55.1928	9,2	96,7	1	28	23	9	—	—
11			50.1928	46,4	90,7	1	7	1	—	—	—

Таблица 17 Tabelle 17

Полтавская линия

Linie Poltawa (6.1927) Outbreeding

№	Скрещивания Kreuzungen	M + M	Выводок Zucht	%♂	%♂J	♂J классов der Klassen 1	2	3	4	5	6
1	6.1927 × Fergana 58.1927	Wor. + Ferg.	7.1928	25,1	97,7	—	9	16	7	—	—

Таблица 18 Tabelle 18

Полтавская линия

Linie Poltawa (14a.1927) Outbreeding

№	Скрещивания Kreuzungen	M + M	Выводок Zucht	%♂	%♂J	♂J классов der Klassen 1	2	3	4	5	6
1	14a.1927 × Fergana 58.1927	Wor.+ Ferg.	27.1928	9,5	100	—		1	2	1	—
2			28.1928	47,7	92,0	4	9	4	3	—	—
3			29.1928	50,9	45,2	5	16	5	4	—	—
4	14a.1927 × Buchara 1927	Wor.+ Buch.	31.1928	45,7	75,4	34	41	14	5	4	—
5			32.1928	50,0	45,6	18	19	5	3	—	—

Таблица 19 Tabelle 19

Воронежская линия

Linie Woronesh Inbreeding

№	Скрещивания Kreuzungen	M + M	Выводок Zucht	%♂	%♂J	♂J классов der Klassen					
						1	2	3	4	5	6
1	(4к.1927)²	Wor. + Wor.	111к.1928	48,7	0	—	—	—	—	—	—
2	„	„	112к.1928	55,9	75,6	6	17	7	1	—	—
3	(7к.1927)²	Ferg. + Wor.	113к.1928	33,3	70,0	1	2	1	1	—	—
4	„	„	114к.1928	40,0	0	—	—	—	—	—	—
5	„	„	115к.1928	50,0	83,3	2	3	—	—	—	—

Таблица 20 Tabelle 20

Скрещивания самок Воронежской линии (3.1927) с майкопскими самцами

Kreuzungen Woronesh (3.1927) × Maikop (M + M — Woronesh + Maikop)

№	Выводок Zucht	%♂	%♂J	♂J классов der Klassen			
				1	2	3	4
1	101.1928	78,6	0	—	—	—	—
2	102.1928	61,1	3,2	1	—	—	—
3	109.1928	49,3	6,8	1	4	2	—
4	90.1928	48,2	8,0	—	3	—	—
5	89.1928	39,2	15,4	4	—	—	—
6	108.1928	46,7	18,2	—	1	—	—
7	91.1928	55,6	19,3	5	4	1	—
8	103.1928	46,4	28,0	5	10	1	—
9	92.1928	54,0	34,0	8	8	1	—
10	93.1928	51,4	46,4	6	10	6	3
11	105.1928	46,4	56,8	6	12	3	1
12	97.1928	56,2	57,9	13	15	5	—
13	96.1928	63,6	63,6	1	2	1	—
14	100.1928	48,7	65,2	5	9	—	—
15	104.1928	47,6	66,2	15	14	6	—
16	106.1928	53,3	72,8	6	27	21	1
17	98.1928	50,0	80,8	6	9	2	—
18	99.1928	40,9	84,4	8	13	6	—
19	87.1928	31,1	90,9	3	2	2	2
20	107.1928	53,0	95,5	1	2	6	9
21	95.1928	31,3	100,0	3	8	4	1

Таблица 21 Tabelle 21

Воронежская линия

Linie Woronesh Outbreeding (M + M — Ferg. + Buch.)

№	Скрещивание Kreuzung	Выводок Zucht	%♂	%♂J	♂J классов der Klassen				
					1	2	3	4	5
1		116к.1928	34,9	9,1	1	—	—	—	—
2	14к.1927 × Buchara	117к.1928	52,4	50,0	12	10	2	1	1

вый взгляд на эти таблицы как будто не обнаруживает никакой закономерности в степени изменения интерсексов в отдельных скрещиваниях. В каждом отдельном случае, если имеется достаточное количество интерсексуальных особей, мы видим значительные колебания, охватывающие несколько классов. Но такое же сильное колебание отмечается и в опытах Гольдшмидта (табл. 22—26).

Таблица 22 Tabelle 22

Скрещивания с расой Берлин (по Гольдшмидту)

Kreuzungen mit der Rasse Berlin (nach Goldschmidt)

№	F	M + M	%♂	%♂J	♂J классов der Klassen			
					1	2	3	4
1	Toyama	Berlin	53,8	0,0	—	—	—	—
2			85,7	0,0	—	—	—	—
3			41,7	0,0	—	—	—	—
4			64,6	4,0	2	—	—	—
5			52,6	21,4	3	—	—	—
6			63,2	33,3	2	4	1	—
7			50,0	37,5	5	1	—	—
8			66,7	42,9	1	1	1	—
9			64,5	53,9	5	4	—	—
10			58,3	71,4	3	1	1	—
11			56,4	76,2	7	7	2	—
12			41,5	76,5	4	8	1	—
13			57,1	80,7	1	8	2	—
14			48,9	84,2	10	5	1	—
15			70,0	92,3	1	2	5	4
16			71,4	100,0	2	1	2	—
1	Gifu	Berlin	38,8	33,3	2	3	1	—
2			44,4	79,2	4	8	7	—
3			38,7	88,9	2	1	5	—
4			46,7	100,0	4	2	5	1
1	Biva	Berlin	45,9	23,1	2	1	—	—
2			55,6	35,0	5	2	—	—
3			46,4	38,5	4	1	—	—
4			54,8	48,3	7	7	—	—
5			43,7	69,2	5	4	—	—
6			68,2	83,5	4	1	—	—

Таблица 23 Tabelle 23

Скрещивания с расой Токио (по Гольдшмидту)

Kreuzungen mit der Rasse Tokyo (nach Goldschmidt)

F	M + M	%♂	%♂J	♂J классов der Klassen			
				3	4	5	6
Tokyo	Hok. Berl.	2,83	100	—	—	—	5
	Hok. Odessa	17,07	100	7	7	—	—
	Hok. Wor.	8,11	100	—	—	3	3
	Hok. Minsk.	22,22	100	—	6	—	—
	Hok. Samark.	3,13	100	—	—	—	1
	Hok. Buch.	7,70	100	—	—	—	1

Таблица 24 Tabelle 24

Скрещивания с расой Nagano (по Гольдшмидту)
Kreuzungen mit der Rasse Nagano (nach Goldschmidt)

F	M + M	%♂	%♂J	♂J классов der Klassen					
				1	2	3	4	5	6
Magano	Hok. Berl.	23,57	97,07	1	4	15	3	2	—
	Hok. Sam.	7,21	100,00	—	1	2	3	2	—
	Hok. Buch.	12,86	100,00	—	—	—	—	—	—
	Sam. Sam.	18,33	77,27	6	4	7	—	—	—
	Buch. Buch.	56,14	73,44	29	17	1	—	—	—
	Berl. Berl.	58,33	57,14	3	2	1	—	—	—

Таблица 25 Tabelle 25

Скрещивания с расой Fukui (по Гольдшмидту)
Kreuzungen mit der Rasse Fukui (nach Goldschmidt)

F	M + M	%♂	%♂J	♂J классов der Klassen			
				1	2	3	4
Fukui	Hok. Berl.	36,84	92,86	1	4	7	1
	Hok. Wor.	45,90	63,92	20	22	28	1
	Berl. Berl.	58,71	16,77	14	6	6	—
	Wor. Wor.	32,65	100	—	7	9	—

Таблица 26 Tabelle 26

Скрещивания с расой Kanazawa (по Гольдшмидту)
Kreuzungen mit der Rasse Kanazawa (nach Goldschmidt)

F	M + M	%♂	%♂J	♂J классов der Klassen			
				1	2	3	4
Kanazawa	Hok. Berl.	50,00	52,00	1	1	7	4
	Hok. Buch.	13,33	100,00	—	—	2	—
	Hok. Wor.	35,38	78,26	3	6	8	1
	Berl. Berl.	45,24	60,53	6	8	8	1
	Wor. Wor.	60,00	100,00	—	—	3	—
	Buch. Buch.	71,43	80,00	3	5	4	—

Однако определенная закономерность имеется, на что я указывал уже в первой части моей работы, — именно существует зависимость между числом самцов, числом интерсексов и степенью интерсексуальности. В первой части эта зависимость формулирована так: чем меньше относительное количество самцов, тем больше процент интерсексов среди самцов, тем сильнее выражена интерсексуальность. Поэтому крайней степенью интерсексуальности я считал полное отсутствие самцов в выводке. Такое определение я основывал на том предположении, что полного превращения пола в наших случаях не происходит, но что наиболее резко выраженные формы нежизнеспособны[1].

[1] Среди нескольких тысяч исследованных особей найдены только две особи, которые можно пожалуй считать почти полностью превращенными в самок самцами. Они имели вполне женские крылья, брюшко, копулятивный аппарат, нормальные женские внутренние половые органы, но половые продукты у них совершенно не развиты, и отростки усиков несколько длиннее нормальных. Обе эти особи получены в выводках давших самых сильных из исследованных нами интерсексов.

Таким образом в каждом выводке должно ожидаться нормальное количество (50%) самцов, но ввиду малой жизнеспособности известного числа сильно выраженных интерсексов часть самцов погибает. Чем больше гибнущих крайних интерсексуальных форм, тем естественно меньше процент самцов. Чем сильнее проявляется интерсексуальность в данном выводке, тем больше особей будет ею охвачено, тем больший будет процент интерсексов. На основании этих соображений я определял степень выражения интерсексуальности по проценту самцов в выводке: чем меньше процент самцов, тем больше степень интерсексуальности. Посмотрим, насколько эти соображения оказываются правильными при более детальном исследовании.

Еще Гольдшмидт указал (1929), что и в его случаях полного превращения самцов в самок не происходит, так как такие формы нежизнеспособны и гибнут еще в яйце. С точностью доказать это Гольдшмидт не считает возможным ввиду большого колебания в процентах гибнущих яиц и в нормальных кладках.

В 1928 г. у нас выход гусениц был исключительно благоприятный. В нормальных кладках число невышедших яиц было ничтожно. Одновременно с этим наблюдалось большое колебание в числе невышедших яиц в интерсексуальных линиях, достигающее иногда очень больших чисел.

Мной произведен подсчет невышедших яиц в различных кладках, давших разный прецент самцов. К сожалению по состоянию кладок трудно было учесть количество пустых скорлупок, но принимая, что в общем количество яичек в кладке колеблется не слишком сильно и беря для подсчета только на взгляд более или менее одинаковые кладки, мы даже только по подсчету невышедших яиц можем составить суждение о том, в какой кладке погибло больше яиц в отношении к общему количеству. В табл. 27 10 кладок расположены

Таблица 27 Tabelle 27

Связь количества невылупившихся яиц с процентом самцов в выводке

Zusammenhang der Zahl nichtausgeschlüpfter Eier mit dem % der Männchen in der Zucht

№	Выводок Zucht	%♂	Число невылупившихся яиц Zahl nichtausgeschlüpfter Eier
1	35. 1928	56,5	0
2	75. 1928	71,9	2
3	73. 1928	56,1	3
4	18к.1928	50,0	12
5	10к.1928	30,0	43
6	6к.1928	23,9	53
7	8к.1928	7,6	67
8	19к.1928	5,1	88
9	3к.1928	3,9	105
10	5к.1928	0,0	155

в порядке увеличения количества погибших яиц в кладке. Из них первые три кладки нормальные, прочие же—из интерсексуальных линий. Следует отметить, что во всех случаях относительное количество самцов должно ожидаться несколько больше нормального:

со всех выводках были заболевания, от которых страдают больше вамки ввиду большей продолжительности развития гусеницы (Гольдшмидт, 1922).

Из табл. 27 мы видим, что в нормальных выводках, где самцов было больше 50%, гибель яиц ничтожна: 0, 2 и 3 яйца. В прочих же случаях без исключения, чем меньше процент самцов, тем больше гибнущих яиц, достигая при полном отсутствии самцов 155, т. е. примерно половины нормальной кладки.

Таким образом высказанное нами положение вполне подтверждается подсчетом яиц.

При проверке других положений мы должны непременно помнить, что во всех выводках наблюдалась порой очень сильная гибель от заразных болезней. Это должно было отразиться не только на нарушении численных отношений в пользу самцов вследствие гибели самок, но иногда и обратно: сильные интерсексы развиваются медленно, иногда запаздывая даже сравнительно с самками, кроме того несомненно жизнеспособность их сильно понижена. Гибель сильных интерсексов может резко влиять на характер изменений в отдельной кладке и приводить к противоречию с нашими положениями. Напр., если из 100 особей ожидается 20 интерсексов и 80 самок и из двадцати 15 должны быть сильно измененными, т. е. мало жизнеспособными, то в результате мы получим при очень малом проценте самцов только слабо выраженных интерсексов. И даже в случае получения в определенном выводке сильных интерсексов мы должны помнить, что число их будет значительно меньше, чем должно быть при отсутствии заболеваний. С другой стороны, если должно получиться меньше самцов ввиду гибели части еще на стадии яйца, но эти самцы разовьются быстрее самок, то отношение может опять нарушиться, но уже в пользу самцов Ввиду этого для нас не должно быть неожиданным, если в ряде случаев мы встретимся с сильными уклонениями от вышеуказанных положений.

Для выяснения связи между процентом самцов или процентом интерсексов и выражением интерсексуальности всего проще будет воспользоваться вычислением коефициента корреляции между этими показателями.

Приведем результаты этих вычислений по данным, взятым из прилагаемых здесь таблиц (табл. 12—21). За степень выражения интерсексуальности в данном выводке мы принимаем среднюю арифметическую величину класса интерсексуальности по крыльям.

Коефициент корреляции между выражением интерсексуальности и процентом интерсексов по отношению к количеству самцов положительный и равен + 0,70 (табл. 28).

Коефициент корреляции между выражением интерсексуальности и процентом самцов в выводке отрицательный и равен — 0,70 (табл. 29).

Можно еще несколько иначе определить в данном случае эту зависимость. Можно принять в расчет не среднюю величину, а наличие или отсутствие сильно выраженных интерсексов. Мы разбиваем все выводки на две группы: в первую мы помещаем те выводки, где имеются интерсексы пятого и шестого классов, во вторую — все те выводки, где нет интерсексов выше третьего класса (табл. 30 и 31). Из этих таблиц мы видим, что классы пятый и шестой встречаются в тех случаях, когда процент самцов-интерсексов очень высок, в большинстве случаев, когда все самцы в выводке интерсексуальны; наоборот, только низкие степени интерсексуальности отмечены обычно при сравнительно большом проценте самцов. Некоторые исключения объясняются вышеизложенными причинами. В то же самое время

Таблица 28 Tabelle 28

Выражение интерсексуальности

Experessivität der Intersexualität

% интерсексов % der Intersexen	1,0—1,4	1,4—1,8	1,8—2,2	2,2—2,6	2,6—3,0	3,0—3,4	3,4—3,8	3,8—4,2	4,2—4,6	4,6—5,0
0–10	1	2								
10–20	2	3		1						
20–30		1	4	1	2					
30–40		1	2							
40–50			2	3						
50–60	1		5	2						
60–70		2	1	2						
70–80			3	3						
80–90		1	3	4	1	1				
90–100			4	8	14	11	13	3	4	4

Таблица 29 Tabelle 29

Выражение интерсексуальности

Expressivität der Intersexualität

%♂♂	1,0—1,4	1,4—1,8	1,8—2,2	2,2—2,6	2,6—3,0	3,0—3,4	3,4—3,8	3,8—4,2	4,2—4,6	4,6—5,0
0–7			1		1	1	1		1	2
7–14			1				1	1	2	1
14–21			1				2		1	
21–28			1	4	1	1	2	1		1
28–35			1	4	2	4	5			
35–42	1	1	4	5	3	3	2	1		
42–49		3	6	3	6	2				
49–56	1	4	7	8	2	1				
56–63	1	1	1							
63–70	1	1	1							

Таблица 30 Tabelle 30

Высшие степени интерсексуальности

Höhere Stufen der Intersexualität

Выводок Zucht	%♂	%♂J	♂J классов der Klassen		Выводок Zucht	%♂	%♂J	♂J классов der Klassen	
			5	6				5	6
4к.1928 . .	47,1	95,7	1	—	39.1928 . .	32,9	100,0	1	—
10к.1928 . .	30,0	100,0	4	—	40.1928 . .	33,5	96,7	1	—
32к.1928 . .	36,0	91,6	2	—	51.1928 . .	26,4	100,0	1	—
7к.1928 . .	27,8	96,5	13	2	52.1928 . .	15 6	100,0	1	—
17к.1928 . .	41,4	100,0	3	1	63.1928 . .	42,6	88,9	1	—
21к.1928 . .	51,4	95,6	1	—	69.1928 . .	37,9	100,0	14	1
27к.1928 . .	31,3	100,0	1	—	70.1928 . .	44,9	100,0	3	—
34к.1928 . .	28,2	100,0	6	—	71.1928 . .	53,3	65,2	1	—
15к.1928 . .	33,5	100,0	11	—	48.1928 . .	7,1	100,0	1	2
19к.1928 . .	5,1	100,0	2	—	49.1928 . .	13,3	100,0	4	1
22к.1928 . .	27,1	100,0	3	—	56.1928 . .	1,1	100,0	1	—
8к.1928 . .	7,6	100,0	1	—	57.1928 . .	21,9	100,0	9	1
24к.1928 . .	36,6	100,0	8	—	59,1928 . .	31,4	100,0	15	6
58к.1928 . .	20,1	100,0	4	—	12.1928 . .	37,2	95,8	1	—
60к.1928 . .	44,7	98,2	1	—	27.1928 . .	9,5	100,0	1	—
65к.1928 . .	32,5	100,0	12	—	31.1928 . .	45,7	75,4	4	—
38. 1928 . .	32,5	97,1	2	—					—

Таблица 31 Tabelle 31

Низшие степени интерсексуальности

Niedere Stufen der Intersexualität

Выводок Zucht	%♂	%♂J	♂J классов der Klassen			Выводок Zucht	%♂	%♂J	♂J классов der Klassen		
			1	2	3				1	2	3
66к.1928	4,8	100,0	—	2	3	21. 1928	30,2	33,3	—	1	—
70к.1928	51,2	80,7	1	11	4	89к.1928	39,2	15,4	4	—	—
53. 1928	47,3	32,7	2	10	3	90к.1928	48,2	8,0	—	3	—
64. 1928	35,9	70,0	2	2	3	91к.1928	55,6	19,3	5	4	1
65. 1928	55,7	22,9	6	8	5	92к.1928	54,0	34,0	8	8	1
50. 1928	46,4	90,9	1	7	1	96к.1929	63,6	63,6	1	2	1
1. 1928	25,2	25,0	—	1	1	97к.1928	56,2	57.9	13	15	5
2. 1928	37,0	16,7	—	4	1	98к.1928	50,0	80,8	6	9	2
3. 1928	46,4	29,4	2	5	1	100к.1928	48,7	65,2	5	9	—
4. 1928	53,6	23,2	3	5	2	102к.1928	69,1	3,2	1	—	—
8. 1928	50,3	18,2	16	—	—	103к.1928	46,4	28,0	5	10	1
11. 1928	46,4	22,7	—	2	3	104к.1928	47,6	66,2	15	14	16
16. 1928	56,0	50,0	1	4	—	108к.1928	40,7	18,2	—	1	—
54к.1928	37,1	29,4	1	2	—	109к.1928	49,3	6,8	1	4	2
13. 1928	37,3	25,0	4	5	2						

в большинстве случаев выводки с малым процентом самцов попадают в ту группу, где имеются сильно выраженные интерсексы, а слабо выраженная интерсексуальность замечается в выводках с значительным процентом самцов.

Коефициент корреляции между процентом самцов в выводке и процентом интерсексов отрицательный и равен — 0,54 (табл. 32).

Таблица 32 Tabelle 32

% ♂♂ \ % интерсексов % der Intersexen	0	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100
0											8
7											6
14											4
21										2	9
28				1		1		1			13
35		3	2		1	1		1	3		9
42	1		3	1		2	2	1	2		8
49	1	2	2	1	4	1	2	3	3		4
56						2					
63	1	1				1					
70											

Следует заметить, что в первом и третьем случаях зависимость не совсем простая. Первоначально связь между процентом интерсексов и выражением интерсексуальности мало сказывается, зато высшие показатели выражения интерсексуальности встречаются только в случае наивысшего процента интерсексов (90—100). Нечто подобное имеется и в случае зависимости между процентом интерсексов и процентом самцов в выводке; там 3 первые класса (до 21% самцов) встречаются только в случае очень высокого процента интерсексов (90—100); таким образом до повышения процента интерсексов до 90 число самцов остается значительным и мало уклоняется от нормального, немало имеется выводков, где при нормальном отношении полов все самцы интерсексуальны. Повидимому в этих выводках или степень колебания в выражении интерсексуальности была сравнительно невелика и поэтому не было мало жизнеспособных интерсексов, либо в одинаковой степени вымерли как самки, так и самцы.

Наиболее правильная корреляция отмечена между процентом самцов в кладке и выражением интерсексуальности (см. табл. 29).

Сравнительно большое количество уклоняющихся выводков, имеющих при малом проценте самцов слабое выражение интерсексуальности, объясняется гибелью в этих выводках сильно выраженных интерсексов. Несомненно, что при отсутствии эпидемических заболеваний в выводках коефициент корреляции во всех случаях был бы значительно выше. Однако несмотря на наличие заболеваний, искажающих результаты, установленные нами правила при проверке на большом количестве выводков целиком подтвердились. Таким образом и в распределении интерсексов по выводкам наблюдается известная закономерность.

Такая же закономерность наблюдается в опытах Гольдшмидта (хотя специально о ней он не упоминает), что видно из многочисленных таблиц в его последних работах, где приводятся не только данные по числу интерсексов, но и по выражению у них интерсексуальности. Мы видим из его таблиц (табл. 22—26), что высшие

степени интерсексуальности отмечаются там, где изменены все самцы и где процент самцов в выводке невелик. При слабом выражении интерсексуальности (при обоих М расы Берлин, табл. 22) велик общий процент самцов, и в большинстве случаев имеется в каждом выводке много нормальных самцов. Коефициенты корреляции, вычисленные на основании данных Гольдшмидта, также довольно значительны, хотя и несколько меньше, чем только что приведенные, именно: между степенью выражения интерсексуальности и процентом интерсексов коефициент положительный и равен + 0,58, между степенью выражения интерсексуальности и процентом самцов — отрицательный и равен—0,65, между процентом самцов и процентом интерсексов—отрицательный и равен—0,32.

Несколько меньшие коефициенты корреляции в этом случае очевидно зависят от меньшего числа взятых для вычисления выводков (в нашем случае 113, по материалу Гольдшмидта 63 выводка) и от меньшего числа особей в каждом выводке,— повидимому в результате большой смертности, которая, как было указано выше, искажает отдельные отношения.

Теперь рассмотрим, насколько изменяется степень интерсексуальности в наших скрещиваниях в зависимости от различных М, вводимых в скрещиваниях, и насколько эти данные совпадают с тем, что описано Гольдшмидтом для его интерсексов. Гольдшмидт неоднократно подчеркивал, что за немногими исключениями при одинаковых скрещиваниях получаются одинаковые результаты. В последних работах однако он указывает, что результаты могут изменяться в разные годы в зависимости возможно от внешних условий: он предполагает, что на степень интерсексуальности влияют условия зимовки. Непарный шелкопряд зимует в яйце в виде развившейся гусеницы, на эту стадию по мнению Гольдшмидта падает чувствительный период, когда температурные условия могут изменять степень интерсексуальности. Таким образом необходимо сравнивать результаты выкормки одного года при одинаковых условиях выкормки и зимовки.

Поэтому мы будем сравнивать материал 1928 г., когда было проведено наибольшее количество выкормок. Уже в первой части было отмечено, что в ряде аналогичных скрещиваний, когда были взяты все самки из одного выводка, а все самцы из другого, получались очень разнообразные результаты—от полного отсутствия самцов до нормального числа самцов при определенном, иногда значительном проценте нормальных. Сравнивая суммарно результаты, я все же отметил полное отсутствие бессамцовых выводков при скрещиваниях с расами Одесса и Майкоп и установил более или менее одинаковые результаты при скрещиваниях с расами Фергана, Самарканд, Бухара и Воронеж.

У Гольдшмидта имеются данные только по расам Одесса, Бухара, Самарканд и Воронеж, причем количество скрещиваний очень невелико и число особей, полученное в каждом отдельном выводке, также незначительно.

Из приводимых здесь таблиц (табл. 22—26), позаимствованных у Гольдшмидта, где даны результаты сочетаний различных слабых М с сильными F, мы можем сделать вывод, что в общем при аналогичных скрещиваниях М одесской расы оказывается несколько сильнее, чем воронежской, бухарской и самаркандской.

Но если мы посмотрим результаты отдельных скрещиваний, то в скрещиваниях с расой Каназава и Фукуи (табл. 25 и 26) комбинация М Хоккаидо и М Воронеж дает меньшую степень интерсексуальности, чем комбинация обоих М воронежской расы, между тем

как по Гольдшмидту должно быть наоборот: раса Хоккаидо — самая слабая из всех исследованных рас. Далее в одних комбинациях М воронежской расы оказывается слабее Берлинской или приблизительно равно ей по силе, в других наоборот, причем в одной аналогичной комбинации сильнее, в другой слабее: например скрещивания с расой Фукуи, где при комбинации с М Хоккаидо М воронежской расы оказывается сильнее, чем М берлинской, при обоих М берлинской и обоих М воронежской расы оно оказывается слабее (табл. 25).

Эти данные заставляют предполагать, что если бы у Гольдшмидта было столько же однородных скрещиввний, сколько их было у меня, то материал получился бы не менее разнообразный. На это указывает хотя бы материал по скрещиваниям с расой Берлин, где имеется в одном случае 16 одинаковых скрещиваний (табл. 22). В этом случае мы видим очень большое сходство с результатами скрещивания самки нашей воронежской интерсексуальной линии с майкопским самцом: то же в общем слабое выражение интерсексуальности, то же колебание в проценте интерсексов от 0 до 100 при значительном количестве самцов во всех выводках.

Правда, мои скрещивания, приводящие к комбинации двух слабых М с сильным японским F, дали довольно однородный материал по всем аналогичным скрещиваниям, но у меня материал был очень невелик (табл. 33) и возможно, что только этим и объясняется однородность.

Таблица 33 Tabelle 33

F — japonica

	Скрещивания Kreuzungen	Выводок Zucht	M + M	%♂	% ♂J	♂J классов der Klassen					
						1	2	3	4	5	6
1	(Jap.×Maikop)×	22.1929		16,9	100	—	2	—	—	—	—
2	×Samarkand	23.1929	Maik. + Sam.	25,5	100	1	4	2	—	—	—
3		24.1929		29,1	100	3	8	2	—	—	—
4	(Jap. × Bucha-	25.1929		7,8	100	—	2	1	—	—	—
5	ra) × Samarkand	26.19-9	Buch. + Sam.	8,1	100	—	—	1	2	1	1
6	(Jap. × Buch.) × × Woronesh	27.1929	Buch. + Wor.	44,4	100	—	1	1	—	—	—

Мы видим, что и в отношении выражения интерсексуальности в целых выводках отмечается большое сходство между нашими данными и данными Гольдшмидта.

IX. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование интерсексуальности в наших линиях в ее выражении и появлении как у отдельных особей, так и в выводках показало, что во всех случаях наблюдается определенная закономерность, хотя и не всегда совпадающая с установленной Гольдшмидтом для его интерсексов. Далее мы выяснили, что различия в морфологических особенностях (последовательность изменения) между нашими интерсексами и интерсексами, полученными Гольдшмидтом, не являются принципиальными, что в скрещиваниях сильных рас со слабыми также могут получаться интерсексы, где изменения идут в последовательности, установленной нами для наших интерсексов.

Данные, полученные при исследовании морфологии наших интерсексов, заставляют пересмотреть те основания, которые послужили фактическим материалом для создания Гольдшмидтом теории поворотного пункта.

Свою теорию „поворотного пункта“ (Drehpunkt) и „закона времени“ (Zeitgesetz der Intersexualität) Гольдшмидт построил на основании наблюдения, что не все органы при интерсексуальности изменяются одинаково: некоторые первыми обнаруживают изменение, другие начинают изменяться лишь у тех особей, у которых изменение в первых органах зашло сравнительно далеко. Таким образом получаются в одних случаях интерсексы, у которых затронуты изменениями одна или немного систем органов, в других случаях затронуто большее число органов и каждый в большей степени, вплоть до полного превращения (затронуты все полностью). Исследуя, какие системы легче всего изменяются, Гольдшмидт пришел к выводу, что позднее диференцирующиеся органы изменяются легче, чем ранее диференцирующиеся. Из этого он делает вывод, что в течении развитии интерсекса надо различать два периода: развитие в направлении первоначального (гаметного) пола и развитие в направлении другого пола. Эти периоды разделяются особым моментом, который Гольдшмидт называет поворотным пунктом (Drehpunkt). Все органы, развитие которых детерминировано до наступления поворотного пункта, развиваются далее в направлении первоначального пола, органы, развитие которых детерминируется после наступления поворотного пункта, развиваются в направлении противоположного пола. Если поворотный пункт совпадает с моментом детерминации определенного органа, то получается промежуточное строение. Эту закономерность Гольдшмидт кратко формулирует в определении термина „интерсекс“; приводим его в дословном переводе (Гольдшмидт, 1931, стр. 19): „Интерсекс есть особь, которая начинает свое развитие в направлении гаметного пола (XX=♂, XY=♀), но с определенного момента, поворотного пункта, заканчивает в направлении противоположного пола“. В первых своих работах (1920) Гольдшмидт еще неясно отграничивал понятия диференцировки и детерминации, в последующих он неоднократно подчеркивает, что детерминация происходит всегда раньше, а часто и значительно раньше морфологической диференцировки. Он учитывает, что еще кроме этого выражение интерсексуальности в большой степени зависит от взаимодействия органов и целого ряда причин, усложняющих конечные результаты и часто приводящих к тератологическим образованиям. Однако после детального анализа каждое отдельное явление вполне объяснимо на основании основного принципа. В ряде работ приводятся доказательства этого на основании истории развития и определения гомологии органов.

К этой теории необходимо сделать следующее примечание. Момент детерминации, после которого на развитие органов не действует больше взаимоотношение факторов M и F, нам не известен и не может быть установлен простыми опытами. По отношению к другим факторам (например температуре) мы можем установить и устанавливаем эти моменты, но, как мы увидим ниже[1], теория Гольдшмидта окажется неприемлемой, если мы будем говорить об общем моменте детерминации, после которого никакое воздействие не сможет изменить направление развития органа в сторону того или другого пола.

Таким образом о моменте детерминации, правильнее об отношениях во времени между моментами детерминации разных органов,

---

[1] См. ч. III.

мы можем судить лишь по времени морфологической диференцировки, принимая, что позднее диференцирующиеся органы позднее детерминируются в направлении своего развития. В своих работах Гольдшмидт и Дю Буа хотя и не подчеркивают вышеуказанного предположения, но молчаливо принимают его и везде судят о взаимоотношениях между различными органами во времени детерминации по взаимоотношениям во времени диференцировки.

Рассмотрим, пользуясь приведенными в главе третьей данными о времени диференцировки различных органов, насколько наши интерсексы обнаруживают установленную Гольдшмидтом закономерность, т. е. действительно ли у них чем позднее диференцируется орган, тем легче он изменяется в сторону другого пола.

Мы рассмотрим это сначала на основании статистически выведенных закономерностей, а потом на основании изменений у отдельных индивидуумов.

В большинстве случаев мы наблюдаем следующую последовательность: 1) крылья, 2) uncus и усики, 3) VIII сегмент; не изменяется совсем кольцо IX сегмента (saccus и penis); приблизительно одновременно с uncus и усиками (может быть у несколько более сильных интерсексов) изменяются половые железы (и половые клетки) и выводные протоки.

Из изменений в частях отдельных органов отметим в усиках: изменение передних отростков при нормальных задних (в большинстве случаев), изменение внутренней стороны отростков при нормальной наружной, изменение окраски отростков при нормальной окраске ствола и изменение формы отростка при нормальном числе sensillae trichoidea; в выводных протоках половых органов: изменение передней части vasa deferentia, превращающейся в яйцевые трубки, при большой стойкости задней части и ductus ejaculatorius.

Посмотрим, насколько эта последовательность совпадает с временем диференцировки. По основным системам органов мы видим следующую последовательность: раньше всего диференцируются penis и половые клетки, затем уже на стадии куколки усики, чешуйки крыла и uncus и наконец saccus. Мы видим, что наиболее поздно диференцирующийся орган, saccus, оказывается наиболее стойким, раньше других начинают диференцироваться наиболее стойкий penis и сравнительно легко изменяющиеся половые клетки. Словом никакой закономерности мы здесь не обнаруживаем.

То же самое мы видим и при рассмотрении изменений частей отдельных органов: в усиках окраска ствола появляется позднее, чем окраска отростков, но она оказывается более стойкой, sensillae диференцируются позднее, чем форма отростков, но число их, свойственное самцам, удерживается даже при почти женских отростках; передняя часть vasa deferentia, развивающаяся из „Eiröhrenstiel“, диференцируется раньше, чем прочие половые протоки, но у интерсексов оказывается значительно менее стойкой, чем последние.

При исследовании отдельных особей мы замечаем прежде всего, что изменение может начаться не только с крыльев, но и с усиков или с uncus, последнее для некоторых линий является правилом. Далее часто мы замечаем несовпадение в степени изменения отдельных органов, что ясно видно из табл. 7; особенно резкое уклонение видно у № 93, где при очень сильном изменении всех органов uncus оказался нормальным.

Все эти данные уже в самом начале исследования наших интерсексов заставили внести существенные поправки в теорию поворотного пункта; эти поправки, сделанные первоначально не в совсем

четкой форме Головинской (1927) и впоследствии уточненные мной (1930), состоят в следующем.

1. Поворотный пункт даже у самых слабых интерсексов должен происходить еще перед превращением в куколку.

2. Детерминация всех изменяющихся органов должна происходить приблизительно в одно и то же время и более или менее совпадать с моментом поворотного пункта, однако моменты детерминации отдельных органов могут несколько вариировать по отношению один к другому.

3. Промежуток времени между поворотным пунктом для самых сильных и самых слабых интерсексов должен быть невелик и не более времени, необходимого для детерминации отдельного органа.

Первое положение доказывается тем, что даже у самых слабых интерсексов, где имеется одно маленькое женское пятно на крыле, оно ясно заметно уже на оболочке куколки (Косминский, 1925; Головинская, 1927), конечно если оно находится на верхней стороне переднего крыла, так как только эта сторона находится под наружной оболочкой куколки.

Второе положение доказывается тем, что первичные стадии интерсексуальности могут проявляться на разных органах, и неполной согласованностью в степени интерсексуальных изменений в отдельных органах у одной и той же особи; далее тем, что ни на одном почти органе, кроме в некоторых случаях на uncus и усиках, изменение в женском направлении не доходит до конца. Даже у самых сильных интерсексов на наиболее легко изменяющемся органе, крыле, всегда имеются небольшие мужские участки.

Наконец третье положение вытекает также из того, что даже при сильной интерсексуальности все же имеются на крыле мужские участки. Следовательно поворотный пункт должен происходить у сильных интерсексов в начале детерминации крыла, у слабых в конце, т. е. промежуток времени между поворотными пунктами должен быть меньше, чем период, который требуется для полной детерминации крыла.

При этих поправках предполагается, что поворотный пункт происходит во всех органах одновременно. Мы видим, что для подведения явлений, наблюдаемых у наших интерсексов, под схему Гольдшмидта требуется ряд поправок и дополнений.[1]

Посмотрим теперь, насколько годится для обоснования теории Гольдшмидта его материал по самцам-интерсексам, взятый даже в том схематизированном виде, в каком он представлен в его таблицах.

По схеме Гольдшмидта наиболее стойкими органами являются усики (изменяются только у самых сильных интерсексов, но могут изменяться сильно), кольцо IX сегмента (слабое изменение только у самых сильных интерсексов), и наконец penis и vallum penis (совершенно не изменяются). Из этих органов penis морфологически диференцируется сравнительно очень рано, усики диференцируются в значительной степени уже на стадии куколки, кольцо IX сегмента диференцируется очень поздно, на стадии куколки. Таким образом неожиданно стойкими оказываются органы, диференцирующиеся поздно: кольцо IX сегмента и усики. Правда, относительно последних Гольдшмидт приводит некоторые соображения, доказывая, что по самому ходу развития в отличие от развития усиков самок, у которых усики первыми обнаруживают интерсексуальные изменения, необхо-

---

[1] Однако и эти поправки недостаточны. Остается необъясненной стойкость некоторых поздно диференцирующихся органов (кольцо IX сегмента).

димо, чтобы поворотный пункт произошел раньше. Что это не так, доказывают температурные опыты с Stilpnotia salicis, где под влиянием холода на куколку (в возрасте 24 часов) легко происходит превращение усика самца в усик, по строению и по величине отростков почти не отличимый от усика самки (Косминский, 1913, 1924), а развитие усиков у S. salicis и у непарного шелкопряда идет совершенно одинаковым путем. Хотя у непарного шелкопряда получить под влиянием температуры изменение усиков у самцов значительно труднее, но все же нам в одном случае удалось добиться влиянием повышенной температуры изменения в усиках, напоминающего по строению усики слабого женского интерсекса (Косминский, 1927).

Поэтому та последовательность в изменении, которая обнаружена у наших интерсексов, пожалуй даже лучше уложится в схему, чем указанная Гольдшмидтом: отростки на усиках и uncus морфологически диференцируются приблизительно одновременно.

Таблица 34 Tabelle 34

Интерсексуальные самки

Weibliche Intersexen

№	Крылья Flügel	Куколка Puppe		Uncus	Penis	Valvae	Ost. bursae	Bursa copulatrix	Половая железа Geschlechtsdrüse	Vasa deferentia, gl. accessoriae	Ductus elaculatorius
		Ost. bursae	Org. Heroldi								
1	I	—	I	I	I	I	—	—	I	I	I
2	I	—	I	I	I	I	—	—	I	I	I
3	I	—	I	I	I	I	—	—	I	I	I
4	I	—	I	I	I	I	—	—	II	I	I
5	I	—	I	I	I	I	—	—	II	I	I
6	I	—	I	I	II	II	—	—	III	I	I
7	I	—	II	III	IV	III	—	—	V	II	II
8	II	—	I	I	I	I	—	—	I	I	I
9	II	—	I	I	I	I	—	—	II	I	I
10	II	—	I	I	I	I	—	—	II	I	I
11	II	—	II	I	I	I	—	—	II	I	I
12	II	—	I	I	I	I	—	—	IV	I	I
13	II	—	I	I	I	I	—	—	IV	I	I
14	II	—	I	I	I	I	—	—	II	II	I
15	II	—	I	I	I	I	—	—	II	II	I
16	III	—	I	I	I	I	—	—	II	I	I
17	III	d. s.	IV	I	IV	II	d. s.	d. s.	IV	I	III
18	III	d. s.	III	I	I	II	d. s.	—	II	II	I
19	III	d. s.	III	I	IV	II	d. s.	d. s.	IV	I	III
20	III	d. s.	IV	I	III	II	d. s.	—	III	II	II
21	III	s.	III	I	IV	II	s.	s.	III	I	III
22	III	—	I	II	IV	II	—	—	II	I	III
23	III	—	III	I	II	II	—	—	II	I	I
24	III	—	III	I	IV	III	—	d. s.	IV	I	IV
25	III	—	II	I	IV	III	—	—	III	II	III
26	III	s.	III	I	IV	III	s.	—	IV	II	IV
27	III	—	II	I	IV	III	—	—	II	I	III
28	IV	d. s.	III	I	I	IIa	d. s.	—	I	II	IV
29	IV	—	I	I	II	II	—	—	II	I	IV
30	IV	—	II	I	IV	IIb	—	—	II	II	IV
31	IV	—	I	I	IV	III	—	—	II	II	III
32	IV	—	II	I	IV	III	—	—	IV	II	III
33	V	—	II	I	IV	III	—	—	II	I	III

Обозначения. Крылья: I—мужские, II—еле заметные женские участки, III—небольшое количество женских участков, IV—много женских участков, V—женские участки занимают около половины всей поверхности крыльев. Куколка: d.—правое, s.—левое ostium bursae; I—оболочка герольдова органа недоразвита, II—нет герольдова органа, III—оболочка герольдова органа уродлива, IV—на месте герольдова органа углубление. Penis: I—нормальный penis, II—уродливый penis, III—penis нет, есть vallum penis, IV—нет penis и vallum penis. Uncus: I—uncus мужской, II—uncus тупой с желобком, III—uncus раздвоен. Valvae: I—мужские, II—уродливые, IIa—лишняя valva, IIb—только одна valva, III—valvae нет. Ostium bursae и b. copulatrix: d.—правая, s.—левая. Половая железа: I—мужская, II—слабо окрашеная, III—уродливая, IV—гроздевидная, V—двойная. Vasa deferentia и gl. accessoriae: I—мужские, II—уродливые. Ductus ejaculatorius: I—мужской, II—на заднем конце мешок, III—мешок с клеящими железами и с твердыми хитиновыми включениями, IV—мешок тонкостенный.

Bezeichnungen. Flügel: I—männliche, II—kaum bemerkbare weibliche Bezirke, III—geringe Anzahl weiblicher Bezirke, IV—zahlreiche weibliche Bezirke. V—die weiblichen Bezierke nehmen ungefähr die Hälfte der ganzen Flügeloberfläche ein. Puppe: d.—rechtes, s.—linkes Ostium Bursae; I—die Hülle des Heroldschen Organs unvollständig entwickelt, II—das Heroldsche Organ fehlt, III—die Hülle des Heroldschen Organs missgestaltet, IV—an Stelle des Heroldschen Organs eine Vertiefung. Penis: I—normaler Penis, II—missgestalteter Penis, III—Penis fehlt, Vallum Penis vorhanden, IV—Penis und Vallum Penis fehlen. Uncus: I—männlicher Uncus, II—stumpfer Uncus mit Rinne, III—Uncus gespaltet. Valvae: I—männliche, II—missgestaltete, IIa—überzählige Valva, IIa—nur eine Valva, III—Valvae fehlen Ostium Bursae und B. copulatrix: d.—rechte, s.—linke. Geschlechtsdrüse: I—männliche, II—schwach gefärbt, III—missgebildet, IV—traubenartige, V—doppelte. Vasa deferentia u. Gl. accessoriae: I—männliche, II—messgebildet. Ductus ejaculatorius: I—männlicher, II—am hinteren Ende ein Sack, III—Sack mit Kittdrüsen und mit festen Chitineinschlüssen, IV—dünnwandiger Sack.

Гольдшмидт брал фактический материал для построения своей теории главным образом из исследований женских интерсексов, позднее Добржанский (1930) обнаружил такую же закономерность (зависимость стойкости половых признаков от времени их диференцировки) при исследовании триплоидных интерсексов у Drosophila.

Действительно у женских интерсексов замечается правильность в последовательности изменения органов, и раньше других диференцирующиеся органы, дериваты имагинальных дисков VIII и IX сегментов, обнаруживают большую стойкость и еще заметны у таких особей, у которых произошло полное превращение усиков в мужские.

Однако если мы рассмотрим детальнее изменения женских интерсексов, то увидим, что здесь имеется немало фактов, противоречащих установленной Гольдшмидтом закономерности. К сожалению у Гольдшмидта нет подробных данных относительно корреляции в изменениях разных систем органов у отдельных особей, хотя и он указывает на некоторые колебания в этом отношении.

Кроме данных Гольдшмидта я использовал небольшой материал, полученный в результате сочетания F винницкой линии и M расы Акита (сильная японская). Все скрещивания дали полное превращение самок в самцов и частью сильных интерсексов, которых можно было узнать еще на стадии куколки по ненормальностям на последних сегментах брюшка; недоразвитие оболочки Герольдова органа, ostia bursae и т. п. По всем органам были исследованы 33 вылупившиеся из таких куколок бабочки. Результаты исследования сведены на табл. 34. У всех исследованных особей типичное мужское строение, всегда мужские усики, форма крыльев, тела, женские признаки обнаруживаются только на крыльях (чешуйки и окраска) и в половом аппарате.

Мы видим, что у ряда очень сильных интерсексов (Weibchen-Männchen), у которых уже нет bursa copulatrix и имеются вполне развитые penis valvae, т. е. наружный копулятивный аппарат носит вполне мужской характер, в семенниках еще встречаются женские

половые клетки (Гольдшмидт, 1914), в то время как диференцировка половых клеток начинается значительно позднее, чем диференцировка имагинальных дисков VIII и IX сегмента [половые клетки на стадии гусеницы (Сато, 1932), имагинальные диски еще в период развития в яйце]. У совершенно превращенных в самцов особей еще замечаются на крыльях небольшие женские участки при мужской форме крыла, хотя чешуйки крыла диференцируются очень поздно, уже на стадии куколки, а форма крыла определяется перед превращением в куколку. Передние apophyses (на VIII сегменте) изменяются при нормальном строении задних (Дю Буа, 1931), хотя и те и другие диференцируются одновременно.

Последние исследования Керкиса (1934) над интерсексами у Drosophila показали, что и там наблюдается несовпадение между изменением в сторону другого пола и временем диференцировки органа (половые железы); он также указывает на различную степень изменения даже у различных частей одного и того же органа.

То, что крылья у интерсексуальных самок и на самых сильных степенях интерсексуальности имеют женские участки, заставляет принять и для женских интерсексов те же поправки, которые были сделаны нами в свое время для самцов-интерсексов. Действительно поворотный пункт должен падать на период детерминации строения чешуек крыльев: у самых сильных интерсексов еще есть женские участки, и у самых слабых интерсексов уже заметны изменения крыла [1]. Мы видим, что, следуя теории Гольдшмидта, мы должны принять, что детерминация крыла начинается даже раньше, чем детерминация имагинальных дисков VIII и IX сегментов: при наличии женских участков на крыльях дериваты имагинальных дисков IX сегмента носят совершенно мужской характер и имагинальные диски VIII сегмента вовсе не образуются. Нам известно, что имагинальные диски диференцируются в конце эмбриональной стадии, а детерминация их должна происходить еще раньше. Таким образом начало детерминации крыла мы должны отнести к довольно ранней эмбриональной стадии. В дальнейшем мы должны принять, что: 1) или детерминация крыла продолжается от ранней эмбриональной стадии до стадии куколки в возрасте нескольких дней (что мало вероятно, так как дело идет о детерминации совершенно равноценных частей, так как у самых сильных женских интерсексов женские участки на крыле расположены в беспорядке и часто точно соответствующие участки у слабых интерсексов оказываются мужскими, а у самых сильных женскими) или же 2) вся детерминация крыла падает на период развития в яйце и следовательно поворотный пункт даже для самых слабых интерсексов происходит в эмбриональный период развития.

Те же самые соображения о времени поворотного пункта приложимы и к самцам-интерсексам, где также при наличии мужских участ-

---

[1] У типа Гифу изменения на крыльях замечаются только при средней (по терминологии Гольдшмидта) интерсексуальности, т. е. когда уже имеются сильные изменения в усиках и копулятивном аппарате. Таким образом для этого типа надо принять возможность поворотного пункта уже после окончания детерминации крыльев. В этом случае уже можно было бы говорить и о большем промежутке во времени между поворотным пунктом для слабых и сильных интерсексов и о более позднем моменте детерминации для усиков и копулятивного аппарата. Однако у особей с измененными крыльями еще не полностью закончено превращение усиков (Дю Буа, 1931, стр. 133), следовательно мы должны предполагать, что периоды детерминации крыльев и усиков заходят один за другой; поэтому, принав, что детерминация крыльев начинается еще на ранней эмбриональной стадии, а детерминация усиков происходит на стадии куколки, мы должны тем самым признать, что детерминация крыльев длится почти в течение всего развития.

ков на крыле имеются изменения в сторону другого пола на VIII и IX сегментах.

Для устранения всех замеченных противоречий в дополнение к сделанным уже поправкам нужно еще принять, что не должно быть обязательной связи между временем детерминации и временем диференцировки, т. е. что органы, диференцирующиеся позднее, могут быть детерминированы раньше, чем органы, диференцирующиеся раньше. Действительно Гольдшмидт сам принимает, что усики, которые у самцов и у самок диференцируются на одной и той же стадии развития, у самцов детерминируются полностью еще на стадии гусеницы, а у самок детерминация кончается только на стадии куколки (1934, 8, ст. 96).

Наконец можно допустить,—что считает возможным и Гольдшмидт (1931) и что делает Керкис,—что поворотный пункт происходит для разных органов в разное время.

Приняв все приведенные поправки или последнее положение о неодновременности поворотного пункта, мы конечно сможем подвести все наблюдаемые нами явления у интерсексуальных особей под схему поворотного пункта (Drehpunkt) и закона времени (Zeitgesetz), но что же останется тогда от фактической базы теории Гольдшмидта в ее основной формулировке, что „при повышающейся интерсексуальности прежде претерпевают интерсексуальные превращения те части органов или те органы, которые в течение развития диференцируются последними и, наоборот, рано диференцирующиеся органы превращаются только на самых высоких ступенях интерсексуальности“ (Гольдшмидт, 1931, стр. 21)?

Мы видим, что вся теория Гольдшмидта при таких условиях оказывается не теорией, выведенной на основании фактических данных, но гипотезой, требующей еще фактических доказательств.

Единственно бесспорным является пока тот факт, что развитие интерсекса начинается в направлении первоначального пола (в зависимости от числа X-хромосом; при XX мужского, при XY—женского). Это доказывается различием в строении мужских и женских интерсексов. Нам особенно интересно провести сравнение в том случае, когда выражение интерсексуальности самок идет по тому же типу, что и у самцов, что мы видим в скрещиваниях с расой Гифу. К сожалению нигде — ни у Гольдшмидта, ни у Дю Буа — не приводится подробных исследований изменений по всем органам у отдельных особей, и мы не можем судить, насколько далеко идет совпадение в строении мужских интерсексов и женских интерсексов типа Гифу по всем системам, или может быть в ряде систем наблюдается известное несовпадение. Во всяком случае внешнее сходство настолько велико, что вводит в заблуждение настолько опытного в изучении интерсексов исследователя, как Гольдшмидт. Так, в „Untersuchungen über Intersexualität. IV“ он приводит на рис. 1 самца-интерсекса (1929, стр. 194), в „Untersuchungen Genetik d. geographischen Variation“ та же особь изображена как женский интерсекс типа Гифу (1929, стр. 154, рис. 4)[1]. Но даже при полном морфологическом сходстве в ряде органов у мужских интерсексов и мозаичных женских интерексов типа Гифу мы всегда замечаем однако резкое различие: у мужских интерсексов всегда сохраняется penis даже на самых сильных степенях интерсексуальности при ряде почти женских органов; у соответствующих им по строению

[1] Те же таблицы воспроизводятся и в последней сводке Гольдшмидта (1934, 8, стр. 61, 62).

усиков и крыльев слабых женских интерсексов типа Гифу нет еще и следа penis, и он появляется только у самых сильных интерсексов, внешне не отличимых от самцов, у которых замечаются лишь следы интерсексуальности в половых железах. Доказать, что развитие интерсекса идет сначала в направлении одного пола, а потом в направлении другого, можно всего проще казалось бы исследованием развития тех органов у интерсексов, где замечается промежуточное строение; к таким органам относятся усики самки и uncus самца.

Определенные результаты пока нам дает только исследование развития усиков самок со слабо выраженными признаками интерсексуальности (Косминский, 1929); здесь наблюдается сравнительно небольшое колебание в выражении признака в отдельном выводке, а это дает нам право допустить, что обследованная мной на разных стадиях развития серия куколок дает в общем правильное представление о том, как проходит в действительности развитие интерсексуального усика самки при слабо выраженной интерсексуальности.

В обследованной мной партии, полученной в результате скрещивания самки самаркандской линии с самцом сильной японской расы, получилось сравнительно незначительное увеличение отростков: длина отростков, выраженная в процентах длины членика, к которому прикреплен отросток, была в среднем 360,35±6,00 (lim. 293—437), в то время как это отношение для нормальных самок самаркандской линии в среднем 264,85±9,25 (lim. 232—313).

Уже на ранней стадии развития усика, когда только что началось стягивание и зачаток усика немного отодвинулся от внутреннего края (обращенного к ножкам) оболочки, но еще не произошло никакого стягивания с наружного края, мы замечаем резкое отклонение от нормального типа развития: ясно заметно начало вырезания отростков (табл. II, рис. 11). На более поздних стадиях мы замечаем стягивание как с наружного, так и с внутреннего краев оболочки, вследствие чего расстояние между концами отростков и внутренним краем и стволом усика и наружным краем все увеличивается, одновременно с этим продолжается вырезание отростков. Таким образом в этом случае имеется промежуточное развитие: хотя отростки начинают вырезаться рано (мужской тип развития), но стягивание продолжается и после начала вырезания отростков (женский тип развития). Гольдшмидт (1929) объясняет развитие усиков у слабо выраженных интерсексуальных самок несколько иначе: по его мнению развитие ствола детерминировано до поворотного пункта, поэтому оно идет по женскому типу, и ствол отодвигается от наружного края оболочки усика, отростки же растут по мужскому типу, так как направление их развития детерминировано уже после поворотного пункта. Меньшая длина отростков обусловлена меньшей шириной оболочки усика (женского типа) и промежутком между стволом усика и наружным краем оболочки. Однако небольшая сравнительно величина отростков зависит не только от причин, указанных Гольдшмидтом, но еще и от того, что стягивание зачатка усика происходит и с внутренней стороны оболочки, а такое стягивание при наличии раннего вырезания возможно только при промежуточном ходе развития.

Определить ход развития измененного uncus у интерсексуальных самцов значительно труднее. Изменения у самцов очень разнообразны, и мы не имеем возможности судить, какую окончательную форму должен был принять uncus исследуемой нами куколки. Все, что удалось наблюдать, указывает скорее на промежуточный ход развития: это более замедленное продвижение зачатков uncus на спинную сторону и их неполное слияние. Однако этому можно дать объяснение

и в смысле Гольдшмидта: в определенный момент происходит остановка в передвижении на спинную сторону, а до остановки передвижение идет нормальным темпом по мужскому типу. Так как нам неизвестно, какую степень изменения должна была дать исследуемая нами куколка, у которой была замечена ранняя задержка в передвижении зачатков, то мы не можем с уверенностью судить о том, произошла ли здесь уже полная остановка или же продвижение зачатков должно было продолжаться и далее, но более замедленным темпом, чем при нормальном развитии. [1]

Мы видим, что прямое исследование развития интерсексуальных органов не дает доказательств в пользу второй части положений Гольдшмидта,—более того, оно указывает скорее на наличие промежуточного типа развития.

Все выше приведенные данные указывают на то, что одна из основных частей теории Гольдшмидта (Zeitgesetz der Intersexualität) является пока лишенной фактического основания гипотезой.

X. ВЫВОДЫ

1. Утверждение Гольдшмидта, что мои интерсексы появились в результате мутации M слабого в M ультраслабого, неправильно, так как: 1) все скрещивания самок интерсексуального выводка с нормальными самцами дали интерсексуальных самцов (или только самок), 2) самцы, имеющие оба M от проверенных нормальных линий, могут быть интерсексами, 3) при скрещивании самок с сравнительно сильным F с самцами-интерсексами всегда получается нормальное потомство.

2. Исследованные мной интерсексы имеют морфологически много общего с интерсексами Гольдшмидта, но отличаются следующими особенностями: 1) более слабой корреляцией в изменениях различных систем органов у отдельных особей, 2) изменением усиков при низших степенях интерсексуальности.

3. Это различие не является принципиальным, так как и при скрещиваниях, где наблюдается комбинация сильного F с двумя слабыми M, в моих опытах получалось еще большее нарушение корреляции в изменении различных систем органов, и также замечалось изменение усиков при слабой интерсексуальности в других органах.

4. Повидимому различие между результатами наших опытов и опытов Гольдшмидта зависит от того, что в опытах брались самки разных сильных рас.

5. Замечается большое сходство между нашими интерсексами и интерсексами Гольдшмидта в следующих пунктах: 1) наблюдается определенная статистическая закономерность в степени выражения интерсексуальности во всех органах по мере возрастания ее в каком-либо одном исследуемом органе; 2) замечается определенная зависимость между: а) процентом самцов в выводке, б) процентом интерсексов по отношению ко всему количеству самцов в выводке и в) степенью выражения интерсексуальности, вычисленной по величине женских участков на крыльях; между *а* и *б* и *а* и *в* корреляция отрицательная, между *б* и *в* положительная.

6. Исследование сроков диференцировки отдельных органов и их частей и изменений органов при интерсексуальности показало, что

---

[1] Больше данных все же за то, что развитие идет по промежуточному пути: мы на разных стадиях развития замечаем некоторое запаздывание в продвижении зачатков сравнительно с диференцировкой других органов.

выведенный Гольдшмидтом закон: „чем позже диференцируется орган, тем легче он изменяется“ не подтверждается фактами.

7. Чтобы подвести наблюдаемые факты под теорию „Zeitgesetz der Intersexualität“, приходится вводить ряд поправок: 1) раннее наступление поворотного пункта, 2) короткий промежуток во времени между поворотным пунктом у слабых и сильных интерсексов, 3) приблизительно одновременное наступление момента детерминации для всех органов, 4) отсутствие координации между моментами детерминации и моментами диференцировки различных органов; или же разновременное наступление поворотного пункта в различных органах.

8. При принятии этих поправок все наблюдаемые нами явления можно подогнать под теорию Гольдшмидта, но она при таких условиях оказывается совершенно лишенной фактического основания.

9. Единственно бесспорным является наличие первоначального развития каждой интерсексуальной особи в направлении определяемого числом X-хромосом пола.

10. Исследование развития у интерсексов органов, имеющих промежуточное строение, не подтверждает положения Гольдшмидта, что развитие идет сначала в направлении одного, а потом другого пола: мы с самого начала замечаем промежуточное развитие.

ЛИТЕРАТУРА[1]

1. Du Bois A. M. Morphologische Untersuchungen über die Variation und die Abnormitäten des Kopulationsapparates intersexueller Weibchen von Lymantria dispar L. Zeitschr. f. Morph. u Oekologie der Tiere, 15, 1929.—2. Она же. Morphologische Untersuchungen über die Entwicklung des Kopulationsapparates der intersexuellen Weibchen von Lymantria dispar L. Arch. f. Entwicklungsmech. 124. 1931.—3. Goldschmidt R. Erblichkeitstudien an Schmetterlingen I. Zeitschr. f. ind. Abstammung-u. Vererbungsl. 7. 1912.—4. Он же. Analyse der Doppelmisibildungen. Arch. f. Entwicklungsmech. 47. 1921.—5. Он же. Richtigungsstellung zu Untersuchungen über Intersexualität. II. Zeitschr. f. ind. Abst. Vererbungsl. 34. 1924.—6. Он же. Die sexuellen Zwischenstufen. Berlin. 1931.—7. Он же. Untersuchungen zur Genetik der geographishen Variation. VII. Arch. f. Entwicklungsmech. 130. 1933.—8. Он же. Lymantria. Bibliographia genetica. XI. 1934.—9. Он же. Untersuchungen über Intersexualität. V. Zeitschr. f. ind. Abstamm. Vererbungsl. 56. 1930.—10. Он же. Untersuchungen über Intersexualität. VI. Ibidem 67. 1934.—11. Он же u. Saguchi S. Die Umwandlung der Eierstocks in einen Hoden beim intersexuellen Schwammspinner. Ergebnisse d. anat. Entwicklungsgesch. 65. 1922.—12. Говорова Т. Развитие наружного полового аппарата у тутового шелкопряда (Sericaria mori L.). Русск. зоол. журн. 10. 1930.—13 Добржанский Ф. Г. Исследования над интерсексами и суперсексами у Drosophila melanogaster. Изв. бюро по генетике. Акад. наук СССР. 8. 1930.—14. Керкис Ю. К познанию механизма развития триплоидной интерсексуальности у. Drosophila melanogaster. Доклады Акад. наук СССР. 4. 1934.—15. Косминский П. А. Некоторые данные по развитию усиков у непарного шелкопряда в связи с явлениями интерсексуальности. Русск. зоол. журн. 4. 1924.—16. Он же. К вопросу о развитии мужского копулятивного аппарата у тутового шелкопряда (Sericaria mori L.). Русск. зоол. журн. 7. 1927.—17. Он же. Исследования над интерсексуальностью у непарного шелкопряда (Lymantria dispar L.). Ч. I. Наследование мозаичности у самцов непарного шелкопряда. Русск. зоол. журн. 10. 1930.—18. Он же. Erhaltung männlicher und weiblicher Intersexe in ein und derselben Zucht. Biol. Ztrbl. 50. 1930.—19. Machida J. Eine experimentelle Untersuchung über die apyrenen Spermatozoen des Seidenspinners Bombyx mori L. Zeitschr. f. Zellforschung. 9. 1929.—20. Minami J. Untersuchungen über das Flügelmosaik intersexueller Männchen von Lymantria dispar L. Arch. f. Entwicklungsmech. 104. 1925.—21. Sato H. Die postembryonale Differenzierungen der Gonaden von Lymantria dispar. Zeitsch. f. Zellforsch. 16. 1932.—22. Тихомиров А. А. История развития тутового шелкопряда в яйце. Изв. Общ. люб. ест. 32. 1882.—23. Umeya J. On the formation of the accessory genital organs of females in Bombyx mori L. Proc. Imp. Ac. Japan. 3. 1927.—24. Verson L. u. Bisson E. Die postembryonale Entwickl ung der Ausführungsgänge und der Nebendrüsen beim männ lichen Geschlechtsapparat von Bom-

[1] Основной список литературы приложен к первой части работы (1930), здесь приводятся только работы, не помещенные в указанном списке.

byx mori. Zeitschr. wiss. Zool. 61. 1896.—25. Они же. Die postembryonale Entwicklung der Ausführungsgänge und der Nebenteile beim weiblichen Geschlechtsapparat von Bombyx mori. Zeitschr. wiss. Zool. 61, 1896.—26. Zander E. Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge an Lepidopteren. Zeitschr. wiss. Zool. 74. 1903.

UNTERSUCHUNGEN ÜBER INTERSEXUALITÄT BEI LYMANTRIA DISPAR L.

II. TEIL. MORPHOLOGISCHE UNTERSUCHUNG DER MÄNNLICHEN INTERSEXEN

Von P. A. Kosminsky

Zusamenfassung

1. Goldschmidt's Behauptung, meine Intersexen seien im Ergebnis einer Mutation des schwachen M in ein ultraschwaches M entstanden, ist nicht richtig, da 1) jede Kreuzung von Weibchen der intersexuellen Linien mit normalen Männchen immer intersexuelle Nachkommenschaft gibt, 2) Männchen, die beide M von geprüften normalen Linien besitzen, Intersexen sein können, 3) bei Kreuzung von Weibchen mit verhältnismässig starkem F mit Männchen Intersexen immer normale Nachkommenschaft erhalten wird.

2. Morphologisch besitzen die von mir untersuchten Intersexe viel Gemeinsames mit Goldschmidt's Intersexen, doch zeichnen sie sich durch folgende Eigentümlichkeiten aus: 1) durch eine schwächere Korrelation der Veränderungen verschiedener Organsysteme bei einzelnen Individuen, 2) durch Veränderung der Antennen bei niederen Stufen der Intersexualität.

3. Dieser Unterschied ist nicht prinzipiell, da bei Kreuzungen, wo eine Kombination eines starken F mit zwei schwachen M beobachtet wird, in meinen Versuchen eine noch grössere Störung der Korrelation der Veränderungen verschiedener Organe erhalten und auch eine Veränderung der Antennen bei schwacher Intersexualität in anderen Organen bemerkt wurde.

4. Augenscheinlich ist der Unterschied zwischen den Resultaten meiner und Goldschmidt's Versuche darauf zurückzuführen, dass in den Versuchen Weibchen verschiedener Rassen angewandt wurden.

5. Eine grosse Ähnlichkeit zwischen unseren und Goldschmidt's Intersexen ist in folgenden Punkten festzustellen: I. Mit Zunahme der Intersexualität in irgendeinem einzelnen Organ wird eine bestimmte statistische Gesetzmässigkeit im Expressivitätsgrad der Intersexualität aller Organe beobachtet. II. Es besteht eine bestimmte Beziehung zwischen 1) dem % der Männchen in der Zucht, 2) dem % der Intersexen im Verhältnis zur Gesamtzahl der Männchen in der Zucht und 3) dem Expressivitätsgrad der Intersexualität, berechnet nach der Grösse der weiblichen Bezirke auf den Flügeln. Zwischen 1 und 2 und 1 und 3 ist die Korrelation negativ, zwischen 2 und 3 positiv.

6. Die Untersuchung der Differenzierungszeiten einzelner Organe und ihrer Teile und der Veränderungen der Organe bei Intersexualität hat gezeigt, dass das von Goldschmidt formulierte Gesetz: je später das Organ sich differenziert, desto leichter verändert es sich—von den Tatsachen nicht bestätigt wird.

7. Um die beobachteten Tatsachen mit der Theorie des „Zeitgesetzes der Intersexualität" in Einklang zu bringen, muss eine Reihe von Berichtigungen gemacht werden: 1) früher Beginn des Drehpunktes, 2) kurze Zeitspanne zwischen dem Drehpunkt bei schwachen und demselben bei starken Intersexen, 3) ungefähr gleichzeitiger Beginn des Determinationsmo-

mentes in allen Organen, 4) Fehlen einer Koordination zwischen den Determinations- und Differenzierungsmomenten verschiedener Organe; oder— verschiedenzeitiger Beginn des Drehpunktes in verschiedenen Organen.

8. Bei Annahme dieser Berichtigungen können alle von uns beobachteten Erscheinungen der Goldschmidt'schen Theorie angepasst werden, doch verliert diese Theorie in solchem Falle vollständig den Boden der Tatsachen.

9. Einzig unbestreitbar und fest steht die anfängliche Entwicklung jedes intersexuellen Individuums in Richtung des durch die Zahl der X-Chromosomen bestimmten Geschlechter.

10. Die Untersuchung der Entwicklung von Organen mit intermediärem Bau bei Intersexen bestätigt nicht den Goldschmidt'schen Satz, dass die Entwicklung erst in Richtung des einen und dann des anderen Geschlechtes geht; wir beobachten von Anfang an eine intermediäre Entwicklung.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ IV 1935 ВЫП. 2

К ВОПРОСУ О ВЛИЯНИИ ПОЛНОЙ АНЕСТЕЗИИ ОБЛУЧАЕМОГО ОБЪЕКТА НА ЧАСТОТУ ИНДУЦИРУЕМОЙ Х-ЛУЧАМИ МУТАБИЛЬНОСТИ

Н. И. Шапиро и Я. М. Жолондзь

Из лаборатории генетики (зав.—проф. А. С. Серебровский) Института зоологии МГУ

В журнале The American Naturalist за 1933—1934 (№№ 709, 712, 715) появилась серия работ Гансона и Гейс, посвященных изучению влияния физиологического состояния облучаемого объекта на мутационный процесс, индуцируемый γ-лучами радия (1, 2, 3).

В одной из этих работ (2) приводились данные по влиянию γ-лучей на частоту возникновения сцепленных с полом леталей у D. melanogaster, находившихся в момент облучения в состоянии полной анестезии. Анестезия достигалась путем помещения мух в камеру, содержащую пары эфира.

Авторами были проведены 3 серии экспериментов. В первой проводилось облучение γ-лучами радия мух, находившихся в состоянии полной анестезии, во второй облучались мухи не наркотизированные, и наконец в третьей серии мухи не облучались, а подвергались действию только наркотика. Доза облучения в двух первых сериях была одинакова.

Результаты исследования частоты возникновения мутации во всех 3 сериях эксперимента дали следующую картину. Наибольшая частота возникновения мутации падала на серию, где облучались самцы в состоянии анестезии ($13{,}99 \pm 0{,}49$), значительно меньший процент мутации был обнаружен в серии, где облучаемые самцы были не наркотизированы ($9{,}74 \pm 0{,}79$), наконец действие наркотика без облучения практически не повлекло увеличения мутабильности.

Наряду с мутационным эфектом применявшихся воздействий авторы изучали и их стерилизующее действие на мух. Учитывалась только абсолютная стерильность подопытных мух родительского и первого поколения. В серии, где проводилось облучение мух, находившихся в состоянии анестезии, процент абсолютно стерильных оказался значительно выше, чем в серии, где облучались ненаркотизированные мухи (для родительского поколения процент стерильных самцов в первой и второй сериях был равен 14,01 и 8,99 соответственно).

Возможность такого экспериментального изменения физиологического состояния облучаемой клетки, которое бы отразилось на интенсивности индуцируемого мутационного процесса, является, как нам кажется, весьма вероятной. Наркотизация как фактор, возможно видоизменяющий результативность мутагенного действия радиации, также не может быть отвергнута только на основании априорных соображе-

ний. С этой стороны работа Гансона и Гейс не вызывает никаких сомнений, а наоборот, заслуживает исключительного внимания как одна из первых попыток изучения влияния физиологического состояния облучаемого объекта на характер индуцируемой мутабильности. Но генетическая методика, используемая авторами цитируемой работы, вызывает недоумение.

Авторы вместо обычного использования метода ClB, при котором вопрос о возникновении леталей решается путем подсчета мух F_2, учитывали появление летальных мутаций в F_1 (3).

Таким образом неудовлетворительная генетическая методика, примененная Гансоном и Гейс в эксперименте, ставила под сомнение правильность основного вывода, делаемого в их работе,—вывода о том, что мухи, облученные в состоянии анестезии, показывают большую частоту возникновения мутаций, чем мухи, облученные ненаркотизированными.

Занимаясь специально проблемой влияния физиологического состояния облучаемого объекта на мутационный процесс, мы считали целесообразным поставить экспериментальную проверку работы Гансона и Гейс, используя обычную генетическую методику (при проверке мы ограничились изучением мутабильности у самцов). Поскольку нам казалось более вероятным ожидать, что наркотизация скорее будет влиять на частоту возникновения хромосомных аберраций, нежели на трансгенации, мы несколько расширили рамки работы и исследовали влияние анестезии не только на частоту возникновения сцепленных с полом летальных мутаций, но и аутосомных транслокаций, связывающих вторую и третью хромосомы.

Методика нашей работы сводилась к следующему. Имелись две группы самцов D. melanogaster в возрасте от 1 до 3 дней. Каждая группа состояла в свою очередь из самцов двух категорий: Bx и III-ple.

Первые предназначались для анализа частоты возникновения сцепленных с полом леталей, а вторые—для анализа частоты возникновения транслокации между второй и третьей хромосомами.

Одна группа самцов (229 экземпл.) облучалась в состоянии полной анестезии, другая группа (218 экземпл.), облучавшаяся одновременно с первой, находилась в ненаркотизированном состоянии. Полная анестезия достигалась как и в случае Гансона и Гейс действием паров эфира. Методика наркотизации была несколько отличной и заключалась в том, что подопытные самцы D. melanogaster помещались в 2 стеклянные пробирки (диаметр—3 см, высота—9 см), которые после закрытия их плотной ватной пробкой вставлялись в стеклянную банку несколько большего размера.

Одновременно в эту банку бросался кусок ваты, смоченной 10 каплями эфира, и банка плотно прикрывалась стеклянной пластинкой (для более плотного прикрытия банки пластинкой края банки обмазывались вазелином). Пары эфира проникали постепенно из банки через ватные пробки в пробирки и поддерживали там такую концентрацию паров, которая способствовала длительной анестезии самцов без летального эфекта. Через каждые 2 часа в банку приливалось по три капли эфира, а по истечении 6 часов пробирки с наркотизированными самцами вынимались и облучались наряду с 2 другими пробирками, в которых помещались ненаркотизированные самцы (в дальнейшем ненаркотизированных самцов мы будем называть контрольными, а наркотизированных—опытными). При облучении опытные и контрольные самцы находились на одинаковом расстоянии от антикатода. Это достигалось введением в пробирку с контрольными самцами тампона из ваты, который оставлял в пробирке

свободного места ровно столько, сколько было необходимо для однослойного распределения самцов внутри пробирки, подобно тому как это имело место в опытной группе. Облучение производилось рентгеновскими лучами, а не γ-лучами радия, как это имело место в опыте Гансона и Гейс. Принципиального значения подобное различие в источнике облучения иметь не могло, так как многочисленными предыдущими исследованиями было показано, что характер мутагенного эфекта γ-лучей радия и х-лучей одинаков.

Условия облучения были следующие. Терапевтическая трубка Кулиджа с вольфрамовым антикатодом. Сила тока 4 mA. Напряжение 120 kv. Расстояние от антикатода 23 см. Фильтр 1 мм Al. Время экспозиции 72 минуты. Доза равнялась примерно 2 000 r. Через каждые 24 минуты облучение прерывалось, и пробирки с опытными самцами вставлялись в банку, насыщенную парами эфира, на 5 минут. Этим достигалось то, что самцы находились беспрерывно в состоянии полной анестезии.

В общей сложности опытные самцы находились в состоянии полной анестезии беспрерывно в течение 8 часов.

Немедленно после облучения как контрольные, так и опытные самцы были рассажены с виргинными самками: самцы Bx с самками ClB, а самцы III-ple с самками $\frac{Cy}{L}$. В дальнейшем от самок $\frac{ClB}{Bx}$ (из F_1) было получено F_2, где велся учет возникших при облучении леталей, сцепленных с полом.

Самцы $\frac{Cy}{+}$ $\frac{III}{+}$ (из F_1) скрещивались с самками III-ple для анализа частоты возникновения транслокаций, связывающих II и III хромосомы.

Все поставленные скрещивания были индивидуальными. Комбинированное действие эфира и рентгена подобно действию одного рентгена при используемой нами дозировке не оказало на самцов P летального действия. Все подопытные мухи остались живы. Регистрировавшееся нами число абсолютно стерильных самцов в опыте и контроле (находившихся полностью в идентичных условиях содержания: корм, температура и пр.) показало различие между этими двумя группами (нами регистрировалась стерильность только самцов P). В опытной серии процент абсолютно стерильных самцов, как это видно из табл. 1, значительно выше, чем в контрольной.

Таблица 1

Число абсолютно стерильных самцов в опыте и контроле

	Число облученных самцов	Число стерильных самцов	Процент стерильных самцов	$\frac{M_{diff}}{m_{diff}}$
Опыт	229	38	16.59 ± 2.45	2,04
Контроль	218	22	10.09 ± 2.04	

Правда, статистической достоверности это различие не достигает, но вероятность его достаточно высока.

Таким образом можно принять, что полученные нами данные по влиянию комбинированного действия эфира и рентгена на частоту абсолютной стерилизации самцов не противоречат данным Гансона и Гейс.

На табл. 2 приводятся данные по частоте возникновения леталей, сцепленных с полом, и аутосомных транслокаций в опытной и контрольной группах самцов.

Таблица 2

Частота возникновения сцепленных с полом леталей и аутосомных транслокаций в опыте и контроле

	Летали			Транслокация		
	Число исследованных хромосом	Число возникших леталей	Процент возникших леталей	Число исследованных пар хромосом	Число возникших транслокаций, связывающих II и III хромосомы	Процент возникших транслокаций
Опыт	486	39	8,02 ± 1,23	265	13	4,91 ± 1,32
Контроль	485	38	7,84 ± 1,	230	15	6,52 ± 1,63

Частота возникновения леталей в обеих сериях эксперимента чрезвычайно близко совпала. Полученный материал не дает никакого основания утверждать, что в опытной серии частота возникновения сцепленных с полом леталей хотя сколько-нибудь выше контрольной. Данные по частоте возникновения транслокаций также не указывают на наличие реальной разницы между опытом и контролем. Правда, данные по транслокациям несравнимы с данными Гансона и Гейс, так как последние не изучали частоты возникновения хромосомных аберраций.

Суммируя все изложенное, мы должны констатировать, что данные Гансона и Гейс об увеличении мутагенного эфекта радиации в комбинации с анестезией облучаемого объекта не нашли себе подтверждения в настоящем исследовании. Сопоставляя отрицательный результат проверки данных Гансона и Гейс с погрешностями, допущенными ими в методике эксперимента, приходится признать, что в настоящее время у нас нет основания считать анестезию облучаемого объекта фактором, изменяющим мутагенный эфект рентгеновских лучей. Больше того, экспериментальные данные, полученные в настоящей работе, и указанные выше недостатки методики, примененной Гансон и Гейс, заставляют ставить под серьезное сомнение и остальные работы этих авторов по влиянию физиологического состояния облучаемого объекта на мутационный процесс. Поэтому мы вынуждены считать, что в настоящее время неизвество ни одного доказанного случая такого экспериментального воздействия, которое изменило бы силу мутагенного действия путем изменения физиологического состояния облучаемого объекта.

ЛИТЕРАТУРА

1. Frank Blair Hanson and Florence Heys. The Relation of the Induced Mutation Rate to Different physiological States in Drosophila melanogaster. The American Naturalist, v. LXYII, № 709, pp. 127—134, 1933.—2. Idem. II. Irradiation during complete Anesthesia. The American Naturalist. v. LXVII. № 712, pp. 419—429, 1933.—3. Idem. III. Irradiation during rapid as compared with slow germ-cell formation. The American Naturalist. v. LVIII, № 715, pp., 1934.

DATA CONCERNING THE INFLUENCE OF COMPLETE ANESTHESIA OF THE IRRADIATED OBJECT ON THE FREQUENCY OF MUTATIONS INDUCED BY X RAYES

N. I. Shapiro and J. M. Žolondz

Laboratory of Genetic, Institute of Zoology, Moscow University.

The present investigation was undertaken to test the validity of the conclusions obtained by Hanson and Heys in their work concerning the influence of anesthesia of the irradiated object (Drosophila melanogaster) on the frequency of induced mutations.

The percentage of absolute sterility and the percentage of induced mutations in males of D. melanogaster narcotized during irradiation was compared with corresponding values in irradiated but not narcotized males. As a narcotic ether was used. Males irradiated in a narcotized condition showed a higher percentage of sterility (Table 1). The frequency

Table 1

Number of absolutely sterile males in the experiment and control

	Number of irradiated males	Number of sterile males	Percentage of sterile males	$\frac{M\ diff}{m\ diff}$
Experiment	229	38	19.59 ± 2,45	2,04
Control	218	22	10.09 ± 2,45	

of lethal mutations and of translocations connecting the II and III chromosomes did not differ significantly in males irradiated in a condition of complete anesthesia and those irradiated without narcotization (Table 2). In other words, our data do not confirm Hanson's and Hays' statement

Table 2

Frequency of induced sex-linked lethals and autosomal translocations in the experimenta and control flies

	Lethals			Translocations		
	Number of investigated chromosomes	Number of induced lethals	Percentage ot induced lethals	Number of investigated pairs of chromosomes	Number of induced translocations connecting the II and III chromosomes	Percentage of induced translocations
Experiment . .	486	39	8,02 ± 1,23	265	13	4,91 ± 1,32
Control	485	38	7,84 ± 1,22	230	15	6,52 ± 1,63

concerning the increased mutability in flies irradiated in condition of anesthesia. Taking in view the serious drawbacks in the genetical methods applied by these authors we think it safe to state that at present there are known no cases where the mutogenic effect of irradiation was proved to be affected by an experimental treatment changing the physiological conditions of the irradiated object.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XIV 1935 г. ВЫП. 2

ИССЛЕДОВАНИЕ ОДНОЙ НЕСТОЙКОЙ ХРОМОСОМЫ У DROSOPHILA MELANOGASTER И ВЫЗЫВАЕМОЙ ЭТОЙ ХРОМОСОМОЙ МОЗАИЧНОСТИ[1]

Н. И. Нуждин

Из генетической лаборатории (зав. — проф. А. С. Серебровский) Научно-исследовательского института зоологии Московского государственного университета

I. ВВЕДЕНИЕ

Явления мозаичности и пегости давно привлекали к себе внимание генетиков. В последнее время работы Демереца (M. Demerec, 1926, 27, 28, 29, 31, 32, 34), Стертеванта (A. H. Sturtevant, 1920, 27, 29, 32), Паттерсона (J. T. Patterson, 1929, 30, 31, 32, 33, 34), Меллера (Muller, 1930) и Гоуэна и Гэй (Gowen a. Gay, 1931, 32, 33, 33a, 34) и др. показали, что на пути исследования мозаичности могут быть вскрыты важные генетические закономерности, лежащие в основе данного явления. Это побудило нас предпринять исследование аналогичного случая, наблюдаемого в одной из линий D. melanogaster, имеющего целый ряд отличий от других ранее изученных случаев мозаичности.

II. МАТЕРИАЛ И МЕТОД

Материалом исследования настоящей работы являлась хромосома sc^8—w^a. Указанная хромосома была получена Б. Н. Сидоровым (1930) в потомстве от скрещивания рентгенизованного самца w^a с самками $\widehat{XX}$. Изучение кроссинговера в полученной хромосоме дало возможность Б. Н. Сидорову сделать вывод, что данная хромосома несет инверсию средней части, причем граница инверсии прошла крайне близко к гену scute.

По данным С. М. Гершензона (1933), М. М. Камшилова (неопубликованные данные) и С. Г. Левита (неопубликованные данные) правая граница инверсии лежит в инертной части X-хромосомы, между геном bobbed и точкой прикрепления нити веретена. Левая граница инверсии к началу настоящей работы точно определена не была. А. С. Серебровский и М. М. Камшилов на основании имеющихся в их распоряжении данных предполагали, что последняя проходит между генами achaete и scute, причем achaete остался на месте, а scute оказался перенесенным на правый конец хромосомы. Patterson и Stone (35) в своей последней работе показали, что левая граница инверсии прошла между генами achaete и scute.

[1] Доложено в лаборатории генетики МГУ в октябре 1934 г.

Характерной особенностью, бросающейся в глаза при просмотре самок, гомозиготных по хромосоме sc^8—w^a, является наличие большого количества особей, имеющих мозаичные участки. При этом в указанной линии с большим постоянством приходится наблюдать, с одной стороны, мозаичные щетинки, окрашенные в золотистый цвет типа yellow, и с другой — участки, расположенные на отдельных областях груди и лишенные как макро-, так и микрохет, т. е. мозаичность типа резкого achaete. При этом тип yellow можно считать обычным для мозаиков в линии sc^8—w^a, чистый же тип achaete является скорее исключением, чем правилом, так как мозаичность данного типа почти всегда сопровождается и мозаичностью типа yellow на тех же участках груди.

В связи с мозаичностью указанных типов необходимо отметить наличие большого количества мух (в некоторых линиях до 50%) с ненормальными крыльями (одним или обоими). В одних случаях крылья не расправлены, в других закручены кверху наподобие ослабленного Curly. Огромное большинство ненормальностей крыльев падает на мозаичных особей и главным образом на мозаичную сторону. Вполне вероятно, что здесь имеют место какие-то общие причины, обусловливающие одновременность появления мозаичности по щетинкам и нарушение нормального строения крыльев.

В данной работе наше внимание было сосредоточено на исследовании линии sc^8—w^a с целью вскрыть закономерности, обусловливающие собой самый факт появления мозаиков, высокий процент последних и наконец природу признаков, появляющихся на мозаичных участках.

При этом мы ограничивались изучением только мозаиков по щетинкам, не касаясь совершенно вопроса о затронутости крыльев.

В основном вся работа была проведена на самках как гомозиготных по хромосоме sc^8—w^a, так и гетерозиготных по указанной хромосоме и различным другим X-хромосомам. Все появлявшиеся мозаичные самки регистрировались отдельно с указанием типа мозаичности, количества мозаичных щетинок и района, затронутого мозаичностью, на теле мухи.

Учет мозаиков типа yellow велся как правило только по макрохетам, микрохеты же типа yellow учитывались не всюду. Это было предпринято в целях упрощения работы, так как учет по микрохетам во много раз усложнил бы последнюю. Мозаики типа achaete учитывались одновременно по макро- и микрохетам, причем мозаиками считались мухи, имеющие участки, лишенные микрохет, — безразлично, редуцированы ли на данном участке макрохеты или нет. Каждая мозаичная муха независимо от количества и расположения затронутых щетинок учитывалась как отдельный мозаик. Такой метод учета имеет как свои положительные, так и отрицательные стороны. Отрицательной стороной является невозможность вполне точного учета частоты возникновения мозаичности. Вполне возможно, что в целом ряде случаев при таком методе учета за единичных мозаиков принимались особи, в действительности имеющие несколько вполне самостоятельных по возникновению мозаичных участков или гнезд. В итоге мы таким образом до некоторой степени снижали общую частоту возникновения мозаичности. Все же мы считаем, что это понижение не имело сколько-нибудь значительного отражения на выводах, так как наши данные заставляют считать вероятным, что мухи с несколькими независимыми мозаичными гнездами если и встречаются, то относительно редко. Учет по гнездам не дает никакого преимущества благодаря тому, что мы в большинстве случаев не имеем объективного

критерия, позволяющего распознавать отдельные мозаичные гнезда. Вносимый при подобном методе учета произвол субъективизма уничтожает кажущееся достоинство данного метода, делая его в итоге менее точным в сравнении с первым. Поэтому мы и ограничились более простым методом учета, считая каждого мозаика за единицу. Полный учет мозаичности велся как правило только у самок. Учет мозаичности у самцов был проведен не во всех скрещиваниях.

Условия содержания культур не отличались от обычных стандартных условий; мухи развивались в термостате при 25—27°.

III. ПРОЦЕНТ И ТИПЫ МОЗАИКОВ В ГОМОЗИГОТНОЙ ЛИНИИ sc^8—w^a

При просмотре гомозиготной линии sc^8—w^a были обнаружены следующие результаты (табл. 1).

Из данных, приведенных в табл. 1, видно, что общий процент мозаиков у самок, гомозиготных по хромосоме sc^8—w^a, колеблется о 9,95 до 22,5%. Среди мозаиков встречаются все 3 вышеприведенных типа, т. е.:

тип мозаики типа только yellow
II „ „ „ yellow и achaete
III „ „ „ только achaete

1. Мозаики типа yellow. Мозаичные участки очень разнообразны, начиная от затронутости одной микрохеты и кончая целым рядом мозаичных макрохет, разбросанных по груди. Огромное большинство мозаиков являются односторонними, мозаичность же, затрагивающая правую и левую стороны одновременно, встречается очень редко. При наличии очень резкой мозаичности, захватывающей ряд макрохет, мозаичностью как правило охватываются и микрохеты, расположенные в районе мозаичности, а иногда захватываются и микрохеты, расположенные по краю крыла и ножкам мозаичной стороны[1]. Очень интересными и заслуживающими внимания являются случаи затронутости только микрохет; из них особо выделяются 2 случая (на которых мы остановимся в специальной работе), встреченные нами у самок строения $\frac{sc^8 - w^a}{y\ sc^4}$, где мозаичностью были охвачены все микрохеты груди при наличии нормальных макрохет.

Большинство мозаичных щетинок располагается на груди, реже встречаются мозаики на голове и как исключение мозаичность появляется на брюшке, захватывая при этом лишь отдельные щетинки и никогда не давая целого мозаичного пятна.

В общем мозаичностью типа yellow затрагиваются все отделы мухи, хотя подавляющее большинство мозаиков и падает на грудь. Что касается затронутости отдельных макрохет, нужно отметить, что одни из них бывают чаще мозаичными, чем другие; на этом вопросе мы также остановимся подробно в упомянутой специальной работе.

2. Мозаики типа yellow-achaete. Наиболее распространенный тип мозаиков. Расположение мозаичных участков, их величина и форма очень разнообразны. Во-первых, имеются мозаики, где мозаичный участок, лишенный микрохеты, очень небольшого размера, чаще неправильной формы; во-вторых, мозаичный участок у ряда мозаиков представляет собой правильную ленту, проходящую вдоль груди; в-третьих, встречаются мозаики yellow-achaete, грудь которых

[1] Необходимо отметить, что несмотря на то, что учет по микрохетам (как было указано выше) типа yellow не велся, мы все же, для того чтобы дать полную картину типов мозаиков, останавливаемся здесь и на микрохетах, подчеркивая еще раз, что при учете процента мозаичности затронутость только по микрохетам в расчет не принималась.

почти с геометрической точностью делится на правую и левую половины, одна из которых является мозаичной и лишена почти всех микрохет, тогда как другая остается вполне нормальной; наконец, в-четвертых, имеются случаи (очень немногие), когда почти вся грудь полностью лишена микрохет (см. цветн. табл.).

Характерными особенностями мозаиков данного типа являются следующие.

1. Мозаичность захватывает определенный участок груди, определенное гнездо, имеющее четкие границы, и только как исключение в небольшом числе случаев имеется мозаичность „размытого типа".

2. На участках, захваченных мозаичностью типа achaete, нередуцированные макро- и микрохеты имеют окраску типа yellow.

3. Желтые микрохеты располагаются обычно по краям мозаичного участка.

Однако имеется целый ряд отклонений, не укладывающихся в рамке вышеприведенных особенностей. Такими отклонениями являются случаи „размытого" типа мозаиков, случаи, когда незатронутые редукцией макро-и микрохеты на участках achaete частично остаются нормальными, и наконец случаи, когда мозаичный участок частично относится к типу yellow-achaete, частично же только к типу yellow (особенно это хорошо заметно в случаях, когда мозаичный участок имеет форму ленты, проходящей вдоль груди; в таких случаях одна часть мозаичного участка не имеет микрохет, а другая его часть имеет микрохеты типа yellow).

В остальном распределение мозаичных участков данного типа подчинено тем же закономерностям, как и типа yellow, т. е. основная масса мозаиков располагается на груди, реже они встречаются на голове и ни одного случая как в этом, так и в следующем типе не наблюдалось на брюшке.

Что касается редукции макрохет на мозаичных участках типа yellow-achaete, необходимо отметить, что мозаичность этого типа редуцирует макрохеты очень редко и главным образом дорзоцентральные щетинки. Если принять во внимание, что сам sc^8 редуцирует макрохеты, редукция макрохет за счет мозаичности снизится еще больше. Но все же макрохеты редуцируются в результате мозаичности, что особенно хорошо заметно, когда мозаичностью захватываются головные щетинки.

3. Мозаики типа чистого achaete—более редко встречаемая форма.

В своем подавляющем большинстве это небольшие участки, лишенные макро- и микрохет, трудно поддающиеся учету. В таблице 1 указанных мозаиков мы поставили под вопросом. Это объясняется тем, что несмотря на бесспорность наличия подобного типа все же приходится сомневаться в точности учета количества последних. При затронутости мозаичностью этого типа небольших участков, особенно в районах груди с небольшим количеством микрохет, трудно иногда решить, имеет ли здесь место мозаичность или нет. Но что мозаичность подобного типа встречается, об этом свидетельствуют случаи, наблюдаемые в районе головы, где отчетливо видна мозаичность только типа achaete.

Все 3 приведенных типа встречаются и у самцов. Различия между самцами и самками заключаются лишь в частоте появления мозаиков, но не в качественной характеристике последних.

IV. ПРИЗНАКИ МОЗАИЧНЫХ УЧАСТКОВ

Паттерсон (1933) отмечает в своей работе наличие мозаичных особей типа yellow среди гомозиготных самок sc^8—w^a, но не дает этому факту никаких объяснений. Приступая к изучению мозаичности

Рис. 1. Гомозиготная самка $sc^{\gamma} - w^{a}$ (не мозаичная)

Рис. 2. Гомозиготная самка $sc^{\gamma} - w^{a}$; резкая мозаичность по yellow

Рис. 1. Гомозиготная самка $sc^{y} - w^{a}$; мозаичность по yellow и achaete

Рис 2. Гомозиготная самка $sc^{y} - w^{a} - cb$; резкая мозаичность по yellow — achaete

Рис. 1. Гомозиготная самка sc^{y} — w^{a}; мозаичность по yellow, на мозаичной стороне ненормальное крыло — явление, часто сопровождающее мозаичность

Рис. 2. Гомозиготная самка sc^{y} — w^{a}; резкая мозаичность по yellow — achaete. Мозаичностью охвачена не только грудь и голова, но и глаза. Фасетки на мозаичных участках глаза редуцированы

Рис. 1. Гомозиготная самка $sc^{1} - w^{a}$; резкая мозаичность по yellow — achaete. На мозаичной стороне головки редуцирован ряд макрохет и фасетки на глазу

A *B*

Рис. 2. *A* — голова самки (см. рис. 1, табл. IV) сильно увеличенная; среди редуцированных в результате мозаичности фасеток глаза видны черные погибшие клетки гиподермии. *B* — схема головы представленной на рис. 2*A*. На схеме показано, что на глазу имеется большое мозаичное пятно, состоящее из участка с редуцированными фасетками, участка, лишенного микрохет, и участка с микрохетами, окрашенными в желтый цвет

Таблица 1

Тип скрещивания	Просмотрено ♀♀	Просмотрено ♂♂	Мозаиков у самок: у абс.	у %	у-ас абс.	у-ас %	ас абс.	ас %	Мозаиков у самцов: у абс.	у %	у-ас абс.	у-ас %	ас абс.	ас %	Всего мозаиков ♀♀ абс.	♀♀ %	♂♂ абс.	♂♂ %
♀♀ $\frac{sc^8-w^a}{sc^8-w^a}$ × ♂♂ sc^8-w^a	1 584	1 868	91	5,74	135	8,71	28(?)	1,77	4	0,29	10	0,73	2	0,14	254	16±0,9213	16	1,54
♀♀ $\frac{sc^8-w^a}{sc^8-w^a}$ × ♂♂ sc^8-w^a-ct-f	2 050	1 766	82	4,00	121	5,90	1(?)	0,65	2	0,11	4	0,23	2	0,11	204	9,95±0,6620	8	0,45
♀♀ $\frac{sc^8-w^a}{sc^8-w^a}$ × ♂♂ sc^8-w^a	600	554	49	8,17	74	12,03	12(?)	2,00	не	учитывались					135	22,5±1,7119	—	—

в линии sc^8-w^a, мы должны были иметь в виду, что наличие в гомозиготной структуре самок $\frac{sc^8\ w^a}{sc^8\ w^a}$ двух строго определенных типов мозаиков (тип yellow и тип achaete) может объясняться одной из следующих четырех гипотез:

1) действием доминантных генов, которые и обусловливают собой мозаичность;

2) действием очень сильно вариирующего плейотропного проявления гена sc^8;

3) наличием в хромосоме sc^8-w^a рецессивных генов, способных при определенных условиях, создающихся в соматических клетках, проявляться и обусловливать признаки мозаичных участков;

4) утерей в некоторых соматических клетках определенных нормальных генов, отсутствие которых приводит к появлению наблюдаемых в мозаичных участках признаков.

Если бы первая из предложенных гипотез была правильна, тогда при скрещивании мух sc^8-w^a с любыми посторонними мухами в потомстве должны появляться самки, имеющие мозаичные участки вышеприведенных типов. Поставленные для выяснения опыты опровергли это предположение, что видно из табл. 2, где приведен материал соответствующих экспериментов.

Самки, имеющие строение $\frac{sc^8-w^a}{m-g}$; $\frac{sc^8-w^a}{f}$, показали полное отсутствие мозаиков, характерных для данной линии.

Это обстоятельство с полной очевидностью говорит о том, что ни о каких соматических доминантных мутациях, вызывающих мозаичность в линии sc^8-w^a, не может быть и речи.

Очень показательными

являются и остальные скрещивания, приводимые в табл. 2. Во всех исследованных нами случаях, когда оппозитная sc^8—w^a хромосома несет ген yellow, но не несет гена achaete, как в скрещиваниях:

$$♀♀\ \frac{sc^8—w^a}{sc^8—w^a} \times ♂♂ \quad \begin{cases} y—pn—bb \\ y—v—f—B \\ y—ct—f—car \\ y—sc^4 \\ y^4—w^a \end{cases}$$

у полученных гетерозиготных самок был обнаружен только один тип мозаиков—yellow и никогда не встречались два остальных типа (yellow-achaete или achaete), исключая только один случай, когда $♀\ \frac{sc^8—w^a}{y—ct—f—car}$ была мозаиком типа yellow-achaete, что вполне объяснимо как результат утери хромосомы y—ct—f—car во время соматического митоза. В скрещиваниях же, когда оппозитная хромосома несет рецессивные гены yellow и achaete, как в скрещивании $♀♀\frac{sc^8—w^a}{sc^8—w^a} \times ♂$ y—ac—v, среди гетерозиготных самок F_1 имеются мозаичные особи всех трех типов (yellow, yellow-achaete и achaete).

Эти результаты позволяют нам сделать следующий вывод: признаки мозаичных участков типа yellow и achaete, появляющиеся как у самок, так и у самцов, имеющих хромосомы sc^8—w^a, обусловливаются возможностью проявления в части соматических клеток генов yellow и achaete, очевидно содержащихся в хромосоме sc^8—w^a, либо тем, что там теряются нормальные аллели этих генов и отсутствие их проявляется так же, как и рецессивные аллели. Что касается плейотропного действия гена sc^8, это предположение является несостоятельным. В самом деле, если это действие является доминантным, тогда в любом скрещивании имело бы место проявление мозаичности типа yellow и achaete. Но, как мы видели уже выше, в скрещиваниях $♀\ sc^8—w^a \times ♂$ m—g и $♀\ sc^8—w^a \times ♂$ f мозаиков обнаружить не удалось. При рецессивном же плейотропном проявлении мозаичность, наоборот, встречалась бы только у гомозиготных самок или самцов $sc^8—w^a$. Экспериментальные данные противоречат этому, следовательно говорить о мозаичности как результате плейотропии не приходится.

V. ПРИЧИНЫ МОЗАИЧНОСТИ

Работами Паттерсона (1929, 29[a], 30, 31, 32, 33), Л. Морган (1929), Стертеванта (1927, 29) и др. было показано, что мозаики у D. melanogaster и D. simulans по своей природе в основном распадаются на 2 категории: во-первых, на мозаиков, возникающих как результат точечных соматических мутаций, и, во-вторых, на мозаиков, возникающих в результате поломок хромосомы с последующей элиминацией части или всей хромосомы. На основании изучения гетерозиготных самок, имеющих одну хромосому $sc^8—w^a$, а оппозитную ей хромосому либо нормальную по генам yellow и achaete либо, наоборот, содержащую один или оба указанных рецессивных гена, выше была показана невозможность объяснения возникновения мозаиков у самок такого строения в результате точечных доминантных мутаций или вследствие плейотропного действия гена sc^8.

Остается рассмотреть допущение, объясняющее возникновение мозаичности в хромосоме $sc^8—w^a$ как результат рецессивных соматических мутаций генов yellow и achaete.

Полученные нами экспериментальные данные (табл. 2) сами по себе не противоречат данной гипотезе.

Таблица 2

Тип скрещивания	Просмотр. F_1		Мозаиков у самок						Мозаиков у самцов						Всего мозаиков			
			y		y—ac		ac		y		y—ac		ac		♀♀		♂♂	
	♀♀	♂♂	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
♀♀ $\frac{sc^8—w^a}{sc^8—w^a}$ × ♂♂ m—g	1 968	1 421	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	0,14	—	—	2	0,14
♀♀ $\frac{sc^8—w^a}{sc^8—w^a}$ × ♂♂ f	1 353	1 142	—	—	—	—	—	—	—	—	3	0,26	—	—	—	—	3	0,26
♀♀ $\frac{sc^8—w^a}{sc^8—w^a}$ × ♂♂ y—pn—bb	2 022	1 538	215	10,63	—	—	—	—	3	0,19	2	0,13	8	0,52	215	10,63	13	0,84
♀♀ $\frac{sc^8—w^a}{sc^8—w^a}$ × ♂♂ y—v—f—B	1 649	794	23	2,19	—	—	—	—	не учитывались						23	2,19	—	—
♀♀ $\frac{sc^8—w^a}{sc^8—w^a}$ × ♂♂ y—ct—f—car	2 003	1 232	93	4,63	1	0,05	—	—	3	0,22	5	0,40	7	0,57	94	4,68	15	1,21
♀♀ $\frac{sc^8—w^a}{sc^8—w^a}$ × ♂♂ y—sc^4	1 087	748	16	1,47	—	—	—	—	не учитывались						16	1,47	—	—
♀♀ $\frac{sc^8—w^a}{sc^8—w^a}$ × ♂♂ y^4—w^a	1262	1 234	65	5,15	—	—	—	—	не учитывались						65	5,15	—	—
♀♀ $\frac{sc^8—w^a}{sc^8—w^a}$ × ♂♂ y—ac—v	2 022	1 354	43	2,12	45	2,27	—	—	2	0,14	3	0,22	4	0,3	88	4,39	9	0,66

В случае соматических рецессивных мутаций yellow и achaete, возникающих в хромосоме $sc^8 — w^a$, мы должны были бы ожидать аналогичных результатов. У самок *a* (табл. 3) мозаики отсутствовали бы, так как возникающие точечные мутации не проявились бы, у самок *b*, *c*, *d*, *e* была бы мозаичность только yellow и у самок *f*—мозаики по yellow и achaete.

Таблица 3

♀♀ F_1	Обнаружены мозаики	♀♀ F_1	Обнаружены мозаики
a) $\frac{sc^8-w^a}{m-g}$	Мозаиков нет	*d*) $\frac{sc^8-w^a}{y-pn-bb}$	Мозаики только yellow
b) $\frac{sc^8-w^a}{y-ct-f-car}$	Мозаики только yellow	*e*) $\frac{sc^8-w^a}{y-sc^4}$	„ „ „
c) $\frac{sc^8-w^a}{y-v-f-B}$	„ „ „	*f*) $\frac{sc^8-w^a}{y-ac-v}$	Мозаики yellow, yellow-achaete и achaete

Все же несмотря на возможность такого объяснения мозаичности в линии $sc^8 — w^a$, не расходящегося с полученными экспериментальными данными, последнее представляется маловероятным по следующим соображениям. Прежде всего этому объяснению противоречат имеющиеся в литературе данные в отношении частоты мутирования генов yellow и achaete. Частота мозаичности в линии $sc^8 — w^a$ достигает в некоторых случаях величины 40% (см. дальше), при учете же микрохет гораздо выше. В настоящее время известно лишь очень немного случаев (мутабильные гены у D. virilis) такого высокого процента точечных мутаций, частота же мутирования генов yellow и achaete даже отдаленно не напоминает чего-либо подобного. Второе возражение сводится к следующему. В настоящее время случаи одновременного мутирования двух соседних генов известны лишь как исключения. В нашем же случае необходимо было бы допустить, что нормальные аллели генов yellow и achaete, лежащие в хромосоме $sc^8 — w^a$, переходят в рецессивные состояния как правило одновременно.

Вторым наиболее распространенным типом мозаиков у D. melanogaster (Паттерсон) и D. simulans (Стертевант) являются мозаики, возникающие в результате элиминации части или целой хромосомы во время соматического митоза.

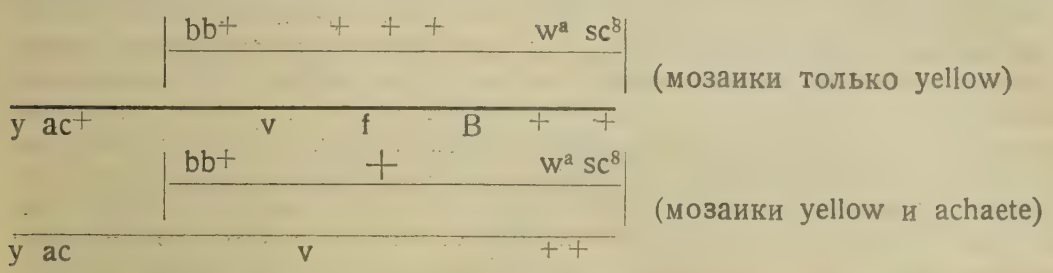
Не имеет ли место подобное явление и в хромосоме $sc^8 — w^a$?

Согласно вышеприведенным данным (Серебровский, Камшилов, Гершензон, Паттерсони, Стон и др.) хромосома $sc^8 — w^a$ имеет следующее строение:

$$y^+ac^+ \,|\, bb^+ \qquad\qquad w^a\, sc^8 \,|\,.$$

В случае утери левого конца хромосомы, несущего нормально аллели генов yellow и achaete, у гетерозиготных самок, несущих в оппозитной хромосоме рецессивные гены yellow или yellow и achaete, будет иметь место мозаичность или только по yellow или по yellow

и achaete, так как некоторое количество соматических клеток будет следующего строения:



Данные табл. 2 и 3 прекрасно согласуются с этим предположением, а также показывают, что полностью хромосома sc^8—w^a никогда не элиминируется, так как во всех экспериментах мы не имели ни одного случая мозаичности по генам, лежащим в середине хромосомы (ct, f, B).

Дальнейший анализ позволил установить границу отрывов левого конца хромосомы sc^8—w^a. Последняя повидимому проходит или непосредственно вблизи левой границы инверсии или по самой границе.

Пользуясь тем, что правее левой границы инверсии лежит нормальная аллель гена bobbed, мы имели возможность установить границу поломок. Скрещивая гомозиготных самок sc^8—w^a с самцами y—pn—bb и изучая самок F_1, мы констатировали мозаичность по yellow, но не обнаружили мозаиков по bobbed, так же как и по prune. Это показывает, что случаев отрыва и утери куска хромосомы правее гена bobbed нет, так как в противном случае появлялись бы мозаичные участки yellow—bobbed.

Из просмотренных 2 022 самок было найдено мозаиков yellow 215, мозаиков же bobbed не оказалось. Правда, в данном скрещивании были два случая, когда отдельные щетинки напоминали Minute или bobbed и три самки полностью Minute, но мы этих мух не считаем за bobbed-мозаиков по следующим соображениям.

В табл. 4 приведены случаи обнаруженных в различных сериях мух, имеющих ненормальные щетинки типа Minute или bobbed.

Таблица 4

♀♀ F_1	Тип изменения
$\frac{sc^8—w^a}{y—pn—bb}$	1 ♀ 2 sc. щетинки yellow-Minute (y—bb ?) 1 ♀ 1 sc. „ Minute (bb ?) 1 ♀ Minute
$\frac{sc^8—w^a—ct}{sc^8—w^a—ct}$	2 ♀ 2 sc. щетинки yellow-Minute (y—bb ?) 2 ♀ 2 sc. щетинки Minute (bb ?)
$\frac{sc^8—w^a}{sc^8—w^a}$	3 ♀ 2 sc. щетинки yellow-Minute (y—bb ?) 1 ♀ 1 sc. „ „ „ 1 ♀ 1 sc. „ Minute (bb ?)
$\frac{sc^8—w^a}{y—ac—v}$	2 ♀ Minute 1 ♀ 1/2 мозаик по Minute (bb ?)

Из 15 случаев (по 4 сериям) мозаиков типа Minute или bobbed мы имели 7 случаев одновременного появления yellow-Minute и 5 только Minute.

Появление самок, имеющих мозаичные щетинки не yellow, но Minute, а также появление мозаиков Minute у самок $\frac{sc^8—w^a}{y—ac—v}$ дает нам основание предполагать, что и во всех приведенных случаях имеет место появление не мозаиков bobbed в результате отрыва левого конца хромосомы правее гена bobbed, а вероятно либо точечные мутации bobbed либо вернее всего изменения типа Minute, которые довольно часто вызникают у Drosophila. Вероятность этого предположения становится еще большей, если учесть, что мы не встретили ни разу мозаичного пятна yellow-bobbed, которые безусловно появлялись бы, если бы отрывы подобного рода происходили в действительности. Появившиеся самки, обнаружившие полностью Minute, были исследованы, но дали нормальное потомство, и только в 1 случае были получены мухи Minute. Таким образом данные табл. 2 и 3 целиком укладываются в рамки гипотезы, объясняющей причины мозаичности поломками левого конца хромосомы $sc^8—w^a$ и утери участка несущего нормальные аллели yellow и achaete. Хромосома $sc^8—w^a$ ломается или по границе инверсии или вблизи последней.

Если появление мозаиков у гетерозиготных самок $sc^8—w^a$, имеющих в оппозитной хромосоме гены yellow и achaete, легко объясняется гипотезой отрывов и утерей левого конца хромосомы $sc^8—w^a$, спрашивается, каким образом можно объяснить появление мозаичности у гомозиготных самок, а также и у самцов $sc^8—w^a$.

Если хромосома $sc^8—w^a$ имеет строение

$$\frac{y+ac+}{}\left|\frac{bb+ \qquad\qquad w^a\ sc^8}{}\right|,$$

тогда появление мозаиков у гомозиготных самок $sc^8—w^a$ может быть объяснено только с точки зрения теории „присутствия—отсутствия".

Несмотря на кажущуюся простоту объяснения с помощью теории „присутствия—отсутствия" гипотеза эта казалась нам с самого начала маловероятной как в силу общих соображений, направленных против теории „присутствия—отсутствия", так и ввиду того обстоятельства, что в настоящее время мы не знаем случаев жизнеспособности мух при наличии нехватки хотя бы одного гена; более того, данные Демереца (Demerec, 1934) показали гибель отдельных соматических клеток при их гомозиготности по отсутствию любого участка хромосом.

Правда, Стертевант (32) показал, что мозаичные участки вблизи окружающей их нормальной ткани проявляют мозаичные признаки не столь резко. Эфрусси (Ephrussi, 1934) на самцах sc^8 и deficiency—100, имеющих легко теряющуюся в соматических клетках дупликацию sc—10—2, полученную Стертевантом, подтвердил данные Стертеванта о выживании мозаичных клеток, имеющих нехватку, при этом на мозаичных участках проявился признак yellew при отсутствии в хромосоме гена y. В отношении выживаемости мозаичных клеток вопрос будет разобран нами ниже, что же касается проявления признака yellow при отсутствии соответствующего гена, то нам кажется это все же маловероятным. Данные Эфрусси в данном случае не являются, как нам кажется, окончательными, так как одна из взятых им хромосом была хромосома $sc^8—w^a$, сама по себе требующая детального анализа своей структуры. В отношении хромосомы deficiency—100 мы ничего сказать не можем, так как автор не указывает, была ли им изучена структура последней.

Поэтому несмотря на то что мы и в дальнейшем будем останавливаться на гипотезе „присутствия—отсутствия", нам все же казалось более вероятной следующая гипотеза. Допустим, что хромосома $sc^8—w^a$ наряду с наличием на левом конце нормальных аллелей—

yellow и achaete, имеет еще дупликацию (например на правом конце хромосомы) в виде небольшого участка, несущего рецессивные аллели генов yellow и achaete. При таком допущении хромосома $sc^8—w^a$ примет следующее строение:

$$\frac{y^+ac^+}{} \left| \frac{bb^+ \qquad\qquad w^a\, sc^8\, ac\, y}{} \right| .$$

Ясно, что отрыв левого конца хромосомы как у гетерозиготных самок, имеющих в оппозитной хромосоме гены yellow и achaete, так и у гомозиготных самок, а также и самцов $sc^8—w^a$ будет давать мозаиков по генам yellow и achaete.

Прежде чем перейти к решению вопроса о том, которое из этих двух предположений является наиболее вероятным, остановимся на дальнейших доказательствах причин мозаичности как результата утери левого конца хромосомы $sc^8—w^a$, несущего нормальные аллели yellow и achaete.

VI. ПОДТВЕРЖДЕНИЕ ГИПОТЕЗЫ ОТРЫВА НА ЗАРОДЫШЕВЫХ КЛЕТКАХ

Если мозаичность вызывается поломками и утерей левого конца хромосомы $sc^8—w^a$, мы должны ожидать случаев поломок не только в соме, но и при образовании зародышевых клеток.

Если бы подобный процесс имел место, тогда среди потомства мух $sc^8—w^a$, состоящего из гетерозиготных самок, имеющих одну хромосому $sc^8—w^a$, а другую, несущую рецессивные аллеломорфы генов yellow или yellow-achaete одновременно, должны в некотором количестве случаев появляться самки yellow или yellow-achaete. В такой же мере и среди самцов $sc^8—w^a$ должны встречаться самцы yellow-apricot или yellow-achaete-apricot.

Мы имели два случая спонтанного возникновения подобных самок. Один случай наблюдался в скрещивании:

$$♀♀\ \frac{sc^8—w^a}{sc^8—w^a} \times ♂♂\ \frac{y—ct—f—car}{}$$

и другой:

$$♀♀\ \frac{sc^8—w^a}{sc^8—w^a} \times ♂♂\ \frac{y—pn—bb}{}.$$

В первом случае нами была выведена гомозиготная по измененной хромосоме линия. Исследование ее показало, что здесь мы имеем изменение только локуса yellow. Является ли это изменение результатом точечной мутации или результатом утери куска хромосомы, несущего нормальную аллель гена yellow, мы не в состоянии решить, так как не имеем адекватного метода, позволяющего отличить утерю от рецессивной мутации*. Во втором случае определенно имела место поломка левого конца хромосомы $sc^8—w^a$. Попытка вывести гомозиготную линию кончилась безрезультатно ввиду летальности самцов с измененной хромосомой. Для анализа возникшей самки были проведены следующие скрещивания:

$$♀♀\ \frac{y—(n)^{**}}{y—pn—bb} \times ♂♂\ \frac{y—pn—bb}{}$$

$$F_1\ ♀♀ \begin{cases} y—(n) = 17 \\ y—pn—bb = 20 \end{cases} \qquad ♂♂ \begin{cases} y—(n) = 0 \\ y—pn—bb = 22 \end{cases}$$

Кроме этого самка $\frac{y—(n)}{y—pn—bb}$ была скрещена с самцами $sc^8—w^a$.

---

* Позднее был обнаружен самец $y—w^a$ появившийся в чистой линии $sc^8—w^a$.

** Под y—(n) подразумевается хромосома, претерпевшая изменения.

В потомстве F_1 были получены ♀♀ sc^8—w^a, ♀♀ нормальные и ♂♂ y—pn—bb. Если ♀♀ $\frac{y—(n)}{y—pn—bb}$ × ♂♂ $\frac{y—ac—v}{\longrightarrow}$, в потомстве появлялись ♀♀ y—ac и ♀♀ yellow, а также самцы y—pn—bb. Из приведенных скрещиваний видно, что в этом случае измененными оказались одновременно локусы yellow и achaete, кроме того измененная хромосома оказалась летальной. Это говорит за то, что в данном случае имела место не точечная мутация, а утеря левого конца хромосомы sc^8 – w^a в результате поломки, так как трудно представить, что здесь одновременно мутировали два гена.

Повторение подобных результатов при рентгенизации самцов sc^8—w^a служит дальнейшим подтверждением гипотезы поломков. Для более детального выяснения возможности отрыва в генеративных клетках были поставлены следующие опыты: самцы sc^8—w^a подвергались воздействию X-лучей (доза около 3 000 r) и затем скрещивались с самками $\widehat{YY}$, y—pn—bb, y—ct—f—car.

Результаты указанных скрещиваний были следующие:

1) PP. ♀ $\widehat{YY}$ × ♂ sc^8—w^a (рентген)

F_1 ♀♀ { yellow = 3 319, normal = 14 } ♂♂ { yellow = 1, Minute = 1, sc^8—w^a = 2 917 }

Появившиеся нормальные самки (14) исследовались и оказались гетерозиготами $\frac{y}{sc^8—w^a}$, возникшие или в результате разрыва сцепленных половых хромосом или несущие делеции. Самец имел нормальную окраску глаз и был нормальным по sc^8, т. е. вероятно также возник в результате разрыва сцепленных X-хромосом. При подобной схеме опыта мы должны были ожидать (в случае отрыва левого конца хромосомы sc^8—w^a) появления самцов y—sc^8—w^a или y—ac—sc^8—w^a, так как самцы получали хромосому отца (рентгенизов). В опыте не было ни одного случая появления подобных самцов.

2) PP. ♀♀ y—pn—bb × ♂♂ sc^8—w^a (рентген)

F_1 { ♀♀ normal = 1489, ♀♀ yellow = 3 } ♂♂ y—pn—bb = 1504

3) PP. ♀♀ y—ct—f—car × ♂♂ sc^8—w^a (рентген)

F_1 ♀♀ { normal = 500, yellow = 1 } ♂♂ y—ct—f—car = 374

Полученные самки yellow в обоих случаях исследовались и дали аналогичные результаты. При скрещивании с ♂♂ y—ac—v в потомстве от самок строения $\frac{y—(n)}{y—ct—f—car}$ всегда получались самки двух типов: 1) yellow, имеющие строение $\frac{y\ ct\ f\ car}{y\ ac\ v}$ или $\frac{y\ pn\ bb}{y\ ac\ v}$, и самки yellow-achaete с резко выраженной экзегерацией achaete, имеющие строение $\frac{y—(n)}{y\ ac\ v}$; самцы же как правило всегда были только одной категории: или y—ct—f—car или y—pn—bb. Это говорит о том, что хромосома sc^8—w^a после утери левого нестойкого куска является летальной. Таким образом из 6 случаев возникновения yellow самок в 5 случаях (под влиянием рентгена 4 и 1 случай спонтанно) мы имеем отрыв левого конца хромосомы sc^8—w^a, несущего нормальные аллели генов yellow и achaete, 1 случай (спонтанный) остается невыясненным. Непоявление самцов y—ac—sc^8 – w^a при скрещивании рентгенизированных

самцов sc^8—w^a с самками $\widehat{YY}$ объясняется гибелью подобного рода самцов, так как хромосома при отсутствии левого конца обладает летальным эфектом. В связи с получением транслокации из хромосом sc^8—w^a нами было просмотрено около 10000♂♂ F_1 из скрещивания ♀♀$\widehat{YY}$ × ♂♂SC^8—W^a (рентгенизованными) и среди них также не было ни одного случая появления самцов y — ac — sc^8 — w^a или y—sc^8—w^a, что еще более подтверждает несомненную их гибель.

Летальность поломанной хромосомы можно объяснить следующим образом: 1) утеря нормальных аллелей yellow и achaete при отсутствии дупликации по данным локусам является причиной гибели; 2) утерей какого-то важного для жизни нормального гена (возможно летали), лежащего в теряющемся участке; 3) более сильным действием рецессивных генов, находящихся в дупликации, действие которых проявляется при утере нормальных аллелей, лежащих налево (возможно за счет более сильного действия achaete).

Подводя итог, мы можем сделать следующие выводы. 1. Хромосома sc^8—w^a является нестойкой и легко теряет в соматических клетках свой левый конец, несущий нормальные аллели генов yellow и achaete. 2. Поломка хромосомы чаще всего происходит или по левой границе инверсии или вблизи последней. Это заставляет предполагать, что вероятно граница, по которой прошла инверсия, является наименее прочной частью хромосомы. Случаев поломок правее левой границы инверсии не наблюдалось. 3. Причина мозаичности заключается в утере нормальных аллелей yellow и achaete в соматических клетках; при этом на мозаичных участках проявляются либо рецессивные гены yellow и achaete, содержащиеся в хромосоме sc^8—w^a в дупликации, либо их отсутствие, причем, если отрыв происходит во время соматического митоза, мозаичность проявляется в виде отдельных пятен, разбросанных на разных участках тела; если же отрыв происходит в генеративных клетках, тогда среди потомства возникают аберрантные формы мух (самок). Аберрантные формы самцов не появляются в связи с летальным действием оборванной хромосомы.

VII. СТРУКТУРА ХРОМОСОМЫ SC^8—W^a

Выше мы останавливались на двух возможных гипотезах, объясняющих причины мозаичности в линии sc^8—w^a. Гипотеза „присутствия—отсутствия" объясняет мозаичность утерей левого конца хромосомы sc^8—w^a, несущего нормальные аллели генов yellow и achaete, причем отсутствие этих генов дает соответствующий фенотипический эфект (проявление признаков yellow и achaete).

Вторая гипотеза объясняет мозаичность дупликацией в правой части хромосомы, содержащей рецессивные аллели генов yellow и achaete, которые и проявляются при утере нормальных аллелей указанных генов, лежащих в левом (нестойком) участке хромосомы.

Для того чтобы решить, какая из двух указанных гипотез является верной или по крайней мере сделать одну из них более вероятной, необходим более точный анализ структуры хромосомы.

1. Кроссинговер между sc^8—w^a и y^{3P}

Просматривая линию y^{3P}*, мы установили, что самцы y^{3P} в 100% случаев являются мозаичными. Заинтересовавшись этим вопросом, мы

* Хромосома y^{3P} найдена Паттерсоном и любезно прислана нам проф. Меллером. В указанной хромосоме изменен локус yellow. Самцы и самки y^3 имеют желтое тело и нормальной окраски щетинки. Структура хромосомы в момент анализа детально изучена не была. По данным проф. Меллера и Прокофьевой (1934) в указанной хромосоме локус yellow инверсией перенесен направо.

получили гомозиготных ♀♀ y^{3P}. Последние были также мозаичными по yellow, но здесь в противоположность $sc—w^{8a}$ самки в сравнении с самцами имеют меньший процент мозаичности.

В связи с обнаружением разницы в проценте мозаичности у ♀♀ и ♂♂ нами были в дальнейшем поставлены скрещивания между y^{3P} и $sc^8—w^a$, причем одна культура была поставлена на F_2. Среди полученного от данного скрещивания потомства были обнаружены нормальные самцы и 2 самца, которые по фенотипу были $y—ac—sc^8—w^a$, причем achaete являлся экзегерированным. Появление подобного рода самцов могло быть объяснено легче всего как результат кроссинговера между y^{3P} и $sc^8—w^a$. Для того чтобы более точно выяснить природу происхождения указанных самцов, опыт был повторен. Полученные результаты приведены в табл. 5.

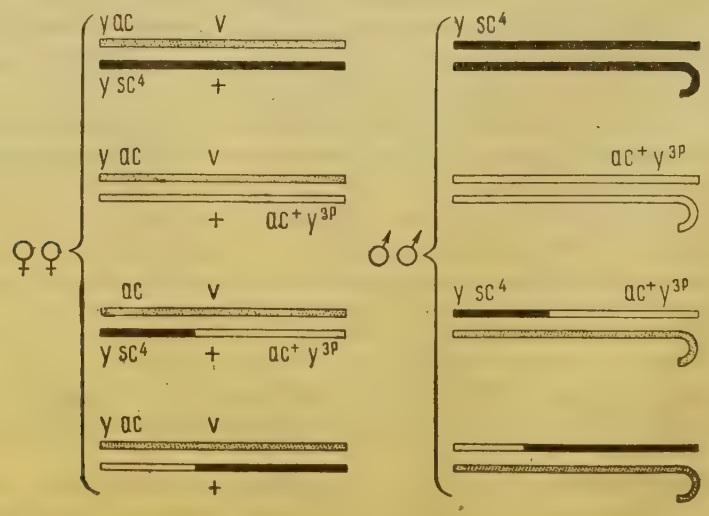
Таблица 5. ♀♀ $\frac{sc^8 — w^a}{y^{3P}}$ × ♂ y^{5P}

♀ y^{3P}	♀ $\frac{sc^8\ w^a}{y^{3P}}$	♂ $sc^8 — w^a$	♂ y^{3P}	♂ +	♂ $y — ac — sc^8 — w^a$
214	197	65	125	86	30

Данные табл. 5 подтверждают допущение о кроссинговере между хромосомами y^{3P} и $sc^8—w^a$ *. Окончательный ответ на данный вопрос можно было дать лишь после установления структуры хромосомы y^{3P}.

Чтобы окончательно решить вопрос о месте нахождения гена yellow в инверсии y^{3P}, нами были поставлены скрещивания между y^{3P} и ysc^4.

В инверсии ysc^4 (Агол, 1929) ген yellow лежит налево в неинвертированной части хромосомы (Гершензон, 33; Стертевант). В результате обмена участками между хромосомами y^{3P} и ysc^4 мы должны получить хромосому, составленную из левого конца хромосомы y^{3P} и правого конца хромосомы ysc^4. Такая хромосома не будет иметь гена yellow и achaete, если последние в инверсии y^{3P} лежат направо. При скрещивании самок $\frac{y\ sc^4}{y^{3P}}$ × ♂ y ac v мы должны получить четыре категории самцов и самок, имеющих строение:



* Как мы потом узнали, аналогичные результаты были несколько ранее получены проф. Меллером и Прокофьевой (34).

Самки и самцы первых двух классов являются некроссоверами и интереса для нас не представляют. Третий класс, хотя и является кроссоверным, но фенотипически будет неотличим от второго класса,— это будут самки и самцы, имеющие желтую окраску тела (yellow) и черные щетинки, т. е. типичное выражение y^{3P}.

В табл. 6 приведены данные, полученные от скрещивания

Таблица 6. ♀♀ $\frac{y - sc^4}{y^{3P}}$ × ♂ y — ac — v

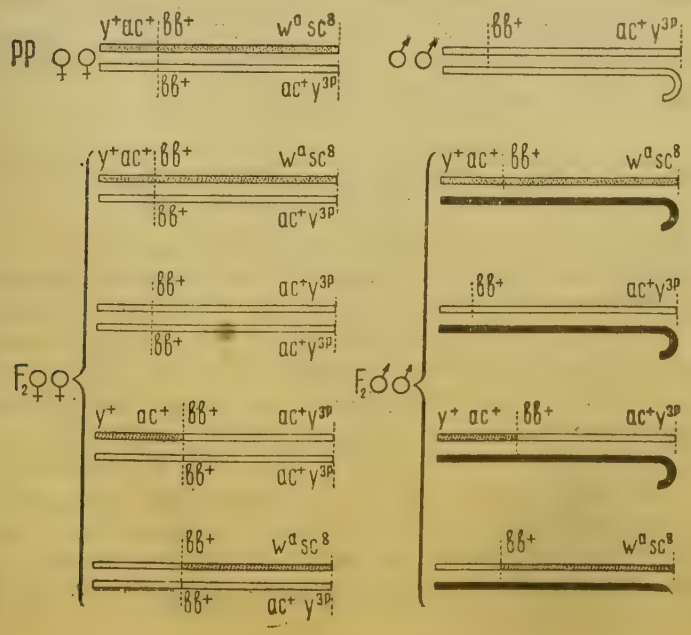
♀♀ y^{3P}	♀♀ y	♀♀ y—ac	♂♂ y	♂♂ y—sc^4
100	82	11	111	65

Из таблицы видно, что в противовес ожидаемым 4 классам самцов и самок появились только 3 класса самок и 2—самцов. В отношении самок причина непоявления одного класса вполне понятна, так как третий класс кроссоверных самок неотличим от второго класса (см. схему). Что касается самцов, нами не было обнаружено ни одного самца четвертого класса,—вероятно вследствие их гибели. Третий же класс, как и самки, также неотличим от второго класса.

Появление самок y—ac не-vermilion говорит о том, что образовавшаяся кроссоверная хромосома, составленная из левого конца хромосомы y^{3P} и правого конца хромосомы y—sc^4, имеет нехватку по генам yellow и achaete, благодаря чему у этих самок проявляются рецессивные гены yellow и achaete, содержащиеся в оппозитной хромосоме. Эти данные говорят о том, что в инвертированной хромосоме y^{3P} гены y^3 и ac^+ лежат направо.

Установив структуру хромосомы y^{3P}, перейдем к разбору кроссинговера между sc^8 — w^a и y^{3P}.

У самок $\frac{sc^8 - w^a}{ac^+ y^{3P}}$ в результате кроссинговера образуются четыре категории гамет. При скрещивании такой самки с самцами y^{3P} мы должны получить 4 категории самцов и самок (см. схему).



Данные, приведенные в табл. 5, подтверждают это. Наличие только двух категорий самок объясняется невозможностью отличить фенотипически первый класс от третьего и второй от четвертого, так как ♀♀ первого и третьего классов фенотипически будут нормальными, а второй и четвертый будут y^3. Самцы были получены четырех категорий, как и ожидалось.

Оставляя в стороне самок и некроссоверных самцов, остановимся только на 2 классах кроссоверных самцов. Самцы фенотипически—y—ac—sc^8—w^a, как мы уже указывали выше, имеют замененный левый конец хромосомы sc^8—w кусочком из y^{3P}. Появление таких самцов для нас важно по двум причинам: 1) указанные самцы дают картину, аналогичную наблюдаемой в случае отрыва левого конца хромосомы sc^8—w^a в генеративных клетках,—проявление рецессивных yellow и achaete, и 2) указанные самцы обладают нормальной жизнеспособностью. Эти два обстоятельства проливают в некоторой степени свет на структуру хромосомы sc^8—w^a. Как мы видели выше, хромосома sc^8—w^a с элиминированным левым концом обладает летальным действием. Разбирая причину летальности в этом случае, мы отмечали, что последняя может объясняться следующими причинами.

1. Утеря нормальных аллелей yellow и achaete при условии отсутствия дупликации в других частях хромосомы вызывает летальное действие.

2. Летальное действие обусловлено утерей вместе с элиминирующимся кусочком какого-то важного для жизни гена.

3. Летальный эфект обусловливается рецессивными аллелями генов yellow и achaete, находящихся направо в хромосоме sc^8—w^a (возможно за счет более сильного—летального—действия содержащихся там аллелей этих генов).

Выживание кроссоверных самцов, проявляющих рецессивные аллели генов yellow и achaete, снимает первое и третье объяснения, так как трудно представить, чтобы переходящий из y^{3P} левый конец хромосомы, не имеющий локусов yellow и achaete, мог компенсировать отсутствие рецессивных аллелей yellow и achaete (первое объяснение) или подавлять летальное действие последних при наличии дупликации (третье объяснение).

Следовательно гибель самцов с утерянным левым концом хромосомы sc^8—w^a обусловлена не утерей нормальных аллелей, а утерей вместе с ними какого-то важного для жизни мух (в данной структуре) гена, лежащего нормально налево от yellow.

Возможно ли объяснение мозаичности отсутствием генов yellow и achaete

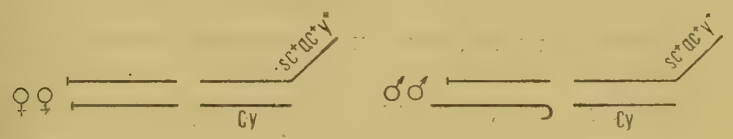
Работами Mohr (1923, 1927, 1929, 1932), C. Stern (1929), Muller, League и Offerman (1931), Muller (1932), Агол (1932) было показано в отношении целого ряда генов (Notch, bobbed, apricot, eosin, scute-4 и т. д.), что эфект этих генов (их фенотипическая реализация) зависит от количества доз данных генов и различного отношения этих доз ко всему генотипу. Это было показано проведенными исследованиями, с одной стороны, по накоплению доз гена, а с другой—по сокращению последних. Так, C. Stern (29) показал в отношении гена bobbed, что каждое дополнение в дозе указанного гена дает удлинение щетинок в определенном пределе. Меллер показал, что самцы с двумя дозами eosin дают окраску глаз, аналогичную самкам, имеющим 2 дозы данного гена. То же самое было показано и по отношению к гену sc^4 Аголом (1932).

В своей работе Г. Г. Меллер (32), давая классификацию мутантных генов, относит вышеприведенные гены к категории гипоморфных. В связи с анализом структуры хромосомы sc^8—w^a мы решили исследовать влияние доз гена achaete, так как если бы последний в отношении своего действия оказался гипоморфным, это дало бы нам возможность ближе подойти и к решению вопроса о структуре хромосомы sc^8—w^a .

Полученные нами кроссоверные самцы, появившиеся в результате обмена между хромосомами y^{3P} и sc^8—w^a (см. выше), имели замененным левый конец хромосомы sc^8—w^a , несущей нормальные аллели генов yellow и achaete, левым концом хромосомы y^{3P} , этих генов не содержащим, и проявляли рецессивные признаки yellow и achaete. Изучая действие этой хромосомы в различных комбинациях с хромосомами, несущими гены yellow и achaete или имеющих заведомое их отсутствие, мы могли подойти к решению интересующего нас вопроса.

При этом нами был проведен учет лишь в отношении действия различного количества доз гена achaete, так как признак, вызываемый указанным геном, легко учитывается количественно по числу имеющихся на груди микрохет, в то время как ген yellow, вызывая желтую окраску тела и щетинок, не может быть учтен количественно, почему мы в отношении его и не проводили анализа.

Для указанного анализа нами была взята хромосома sc^{19}, любезно присланная проф. Г. Г. Меллером. Указанная хромосома была получена в лаборатории проф. Меллера (Техас) доктором B. League при рентгенизации нормальных самцов. Исследования (Muller, 1934) показали, что она имеет делецию на левом конце X-хромосомы, причем отсутствует маленький участок, несущий нормальные аллели генов yellow, achaete и scute. Указанный кусочек не утерялся, а прикрепился к левому концу второй хромосомы. Необходимо отметить, что в линии sc^{19} II хромосома, не несущая транслоцированного кусочка, маркирована доминантным геном Curly. Схематически можно представить структуру самца и самки из линии sc^{19} следующим образом:



Для анализа нами были взяты две линии: y — ac — v и линия, полученная в результате кроссинговера между y^{3P} и sc^8 — w^a , мухи в которой были фенотипически y — ac — sc^8 — w^a *. У самок F_1, имеющих признак Cy, просчитывались микрохеты на груди (включая стерноплевральные щетинки). Для просчета всегда брались самки не позже третьего дня от начала вылупления. Все указанные самки F_1 имели одну X-хромосому с нехваткой по генам y^+, ac^+, sc^+ (из линии sc^{19}), а во второй X-хромосоме соответственно были или y и ac или y′ и ac′. Кроме того были просчитаны микрохеты у гомозиготных самок y — ac—v и y′ac′sc^8 w^a , а также у самок sc^8 — w^a и у гетерозиготных самок строения $\frac{sc^8 - w^a}{sc^{19}}$. Общие данные всех просчетов приведены в прилагаемой ниже табл. 7.

---

* В дальнейшем мы в отличие от рецессивных генов yellow и achaete фенотипическое проявление признаков ayellow и achaete у данных кроссоверов будем обозначать как y′ и ac′.

Таблица 7

Генотип ♀♀	Количество просмотренных ♀♀	Число микрохет	M	σ	m
$\frac{w^a}{w^a}$	15	3 620	241,33	30,98	±8,00
$\frac{sc^8 - w^a}{sc^8 - w^a}$	25	6 312	252,48	38,51	±7,71
$\frac{sc^8 - w^a}{sc^{19}}$	25	5 325	213	22,3	±4,46
$\frac{y - ac - v}{y - ac - v}$	25	4 332	173,28	14,00	±2,80
$\frac{y - ac - v}{y' ac' sc^8 - w^a}$	40	5 221	130,52	22,07	±3,49
$\frac{y' - ac' - sc^8 - w^a}{y' - ac' - sc^8 - w^a}$	39	5 304	136	36,04	±5,77
$\frac{y - ac - v}{sc^{19}}$	32	1 706	53,31	10,45	±1,85
$\frac{y' - ac' - sc^8 - w^a}{sc^{19}}$	17	953	56,06	12,07	±2,93

Анализируя приведенные в табл. 7 данные, мы приходим к следующим выводам.

1. Рецессивный ген achaete по своему действию, так же как и гены apricot, eosin, bobbed, sc^4 и другие, является гипоморфным, о чем свидетельствует вполне реальная разница в количестве микрохет у самок $\frac{y\,ac\,v}{y\,ac\,v}$ (M=173,28±2,8), имеющих две дозы указанного гена, и самок $\frac{y\,ac\,v^*}{sc^{19}}$ (M=53,1±1,85), имеющих одну дозу данного гена.

Установив, что achaete действует гипоморфно, мы можем перейти к анализу структуры хромосомы sc^8—w^a.

После установления причины мозаичности как результата поломки левого конца хромосомы sc^8—w^a с последующим его элиминированием причину проявления признаков yellow и achaete на мозаичных участках мы все время обсуждали с двух одинаково вероятных точек зрения: во-первых, данные признаки могли быть обусловлены наличием в хромосоме sc^8—w^a рецессивных аллелей генов yellow и achaete и, во-вторых, признаки yellow и achaete могли вызываться фенотипическим эфектом отсутствия нормальных аллелей указанных генов. Так как только что приведенные нами данные показали, что achaete действует гипоморфно, мы можем, исходя из двух возможных допущений (отсутствие генов yellow и achaete и наличие рецессивов yellow и achaete в хромосоме sc^8—w^a), теоретически предсказать расположение различных приведенных на табл. 7 типов мух по относитель-

* Под хромосомой sc^{19} имеется в виду хромосома, имеющая нехватку по генам y+, ac+, sc+.

ной силе проявления у них признака achaete, зависящей от количества доз гена, в следующие два ряда.

1. При присутствии:

$$\frac{w^a}{w^a} = \frac{sc^8 w^a}{sc^8 w^a} > \frac{sc^8 w^a}{sc^{19}} > \frac{y\,ac\,v}{y\,ac\,v} = \frac{y\,ac\,v}{y'\,ac'} = \frac{y'\,ac'}{y'\,ac'} > \frac{y\,ac\,v}{sc^{19}} = \frac{y'\,ac'}{sc^{19}}$$

$$241 = 252 > 213 > 173 > 130 = 136 > 53 = 56$$

2. При отсутствии

$$\frac{w^a}{w^a} = \frac{sc^8 w^a}{sc^8 w^a} > \frac{sc^8 w^a}{sc^{19}} > \frac{y\,ac\,v}{y\,ac\,v} > \frac{y\,ac\,v}{sc^{19}} = \frac{y\,ac\,v}{y'\,ac'} > \frac{y'\,ac'}{y'\,ac'} = \frac{y'\,ac'}{sc^{19}}$$

$$241 = 252 > 213 > 173 > 53 < 130 = 136 > 56$$

Из приведенных двух рядов вполне отчетливо видно, что допускаемое нами предположение о наличии в хромосоме дупликации по рецессивному гену achaete является вполне вероятным, так как:

1. Разница в количестве микрохет у самок строения $\frac{y' - ac' - w^a - sc^8}{y' - ac' - w^a - sc^8}$ ($M = 136 \pm 5{,}77$) и самок $\frac{y' - ac' - w^a - sc^8}{y - ac - v}$ ($M = 130{,}52 \pm 3{,}42$) является нереальной. Отсутствие реальной разницы свидетельствует об отсутствии разницы в количестве доз гена achaete у обеих категорий самок. Если бы хромосома $sc^8 - w^a$ не имела дупликации по рецессивному гену achaete, тогда у рассматриваемых нами самок было бы большое различие в отношении доз гена achaete, так как одни являлись бы гомозиготами по отсутствию и не имели ни одной дозы гена achaete, тогда как вторые были бы гетерозиготами по отсутствию. В таком случае едва ли можно ожидать одинакового фенотипического эфекта у обеих категорий самок.

2. Разница в количестве микрохет у самок строения $\frac{y' - ac' - w^a - sc^8}{y' - ac' - w^a - sc^8}$ ($M = 136 \pm 5{,}77$) и самок $\frac{y' - ac' - w^a - sc^8}{sc^{19}}$ ($M = 56{,}06 \pm 2{,}93$) вполне реальна. Если бы хромосома $sc^8 - w^a$ имела отсутствие по гену achaete, эта разница была бы нереальна, так как и те и другие самки (при этом условии) не имели бы ни одной дозы гена achaete, являясь гомозиготами по отсутствию. Следовательно реальное различие в фенотипическом эфекте у рассматриваемой категории самок указывает на реальное различие в их генотипической структуре, что вполне согласуется с нашим допущением, что хромосома $sc^8 - w^1$ содержит рецессивную аллель гена achaete. При таком допущении одна из категорий указанных самок будет иметь две дозы гена achaete, тогда как другая—одну. Это различие в дозах и обусловливает собою различие в фенотипическом эфекте.

3. Разница в количестве микрохет у самок строения $\frac{y' - ac' - w^a - sc^8}{sc^{19}}$ ($M = 56{,}06 \pm 2{,}93$) и самок $\frac{y - ac - v}{sc^{19}}$ ($M = 53{,}31 \pm 1{,}35$) нереальна. Если бы хромосома $y' - ac' - sc^8 - w^a$ имела отсутствие по рецессивному гену achaete, тогда, как и в предыдущих случаях, мы имели бы реальную разницу, так как одна из категорий разбираемых нами самок была бы гомозиготной по отсутствию, тогда как другая—гетерозиготной. Следовательно, имея разницу в дозах гена achaete, трудно было бы ожидать одинакового фенотипического эфекта.

Из приведенного нами анализа с очень большой вероятностью вытекает, что хромосома $sc^8 - w^a$ помимо нормального аллеля гена achaete имеет еще дупликацию по рецессивному аллелю данного гена. Основываясь на этом, мы можем допустить, что и в отношении гена yellow имеет место аналогичное явление.

В качестве возражения против изложенного истолкования опытов по экзагерации можно выставить следующее предположение: разница между самками $\frac{y - ac - v}{sc^{19}}$ и $\frac{y' - ac'}{y' - ac'}$ объясняется тем, что в первом случае самка гетерозиготна по отсутствию не только ac, но и sc, и это обстоятельство приводит к более сильной редукции микрохет, чем наблюдаемое у самок $\frac{y' - ac'}{y' - ac'}$, не имеющих нехватки по sc, т. е. допустит частичную аллелию генов sc и ac. При этом надо допустить, что такое редуцирующее действие гетерозиготности по отсутствию гена sc обнаруживается только на фоне уже уменьшенного геном ac числа микрохет, так как (как указано выше) гетерозиготы $\frac{w^a}{sc^{19}}$ и $\frac{sc^8 - w^a}{sc^{19}}$ редукции щетинок не обнаруживали.

В пользу этого возражения говорят данные Стертеванта и Шульца (Sturtevant a. Schultz, 1931), показавших частичный аллелизм scute и achaete. Однако вряд ли наблюдающийся в этом случае слабый аллелизм может объяснить то резкое несоответствие между опытными данными и теоретическим суждением, основанным на теории присутствия—отсутствия. Меллер и Прокофьева (1934) цитологически изучили в слюнных железах кроссоверную хромосому, составленную из левой части хромосомы $У^{3P}$ и правой части хромосомы sc^8—w^a. При этом они пришли к выводу, что данная хромосома имеет нехватку по генам yellow и achaete. На основании этого авторы склоняются к объяснению рецессивных признаков yellow и achaete, вызываемых этой хромосомой, нехваткой данных генов. Таким образом их представление о структуре изучаемой кроссоверной хромосомы говорит против нашего предположения о наличии в ней дупликации. Нам кажется однако, что их данные не могут рассматриваться как окончательные, поскольку дупликация, точное местоположение которой неизвестно и которая цитологически должна иметь размер менее одного диска, легко могла остаться незамеченной. Окончательно этот вопрос может быть решен только изучением возможности получения в этой хромосоме возвратных мутаций yellow и achaete к норме.

Необходимо отдельно остановиться на следующем: сравнивая количество микрохет у гомозиготных ♀♀ $\frac{y - ac - v}{y - ac - v}$ ($M = 173{,}28 \pm 2{,}8$) и у ♀♀ $\frac{y' - ac' - w^a - sc^8}{y' - ac' - w^a - sc^8}$ ($M = 136 \pm 5{,}77$), мы имеем реальную разницу. При наличии равного количества доз гена achaete и в той и в другой структуре разница в фенотипическом эфекте может быть вызвана следующими обстоятельствами: 1) действием гена sc^8, 2) действием модификаторов, 3) различием аллелей гена achaete в силе их действия. В отношении sc^8, несмотря на то что последний является щетиночным геном, едва ли можно считать, что его влияния сыграли видную роль в той разнице, которая наблюдается в данном случае. Просчет микрохет у ♀♀ $\frac{w^a}{w^a}$ ($M = 241{,}33 \pm 8$) и самок $\frac{sc^8 - w^a}{sc^8 - w^a}$ ($M = 252 \pm 7{,}71$) не дал реальной разницы. Это

показывает, что sc^8 в гомозиготной структуре дает в отношении микрохет одинаковый фенотипический эфект, следовательно мы вряд ли можем считать его ответственным за имеющуюся разницу. Что касается вопроса о действии модификаторов, мы не в состоянии дать определенного ответа, так как в отношении модификаторов нами не были уравнены генотипы исследуемых линий, а также не был приведен отдельно анализ по влиянию модификаторов. Однако нам кажется гораздо более вероятным, что разница в количестве микрохет у ♀♀ $\frac{y-ac-v}{y-ac-v}$ и $\frac{y'-ac'-w^a-sc^8}{y'-ac'-w^a-sc^8}$ обусловлена разницей в силе действия аллеля achaete. Это подтверждается редукцией макрохет, что видно из следующих данных.

♀♀	Редуцируются макрохеты
$\frac{y-ac-v}{y-ac-v}$	dc^2
$\frac{yacv}{y'\,ac'w^a\,sc^8}$	dc^1, dc^2
$\frac{y'-ac'-w^a-sc^8}{y'-ac'-w^a-sc^8}$	dc^1, dc^2, ver^1
$\frac{y-ac-v}{sc^{19}}$	dc^1, dc^2, ver^1, s. al^1
$\frac{y'\,ac'\,w^a\,sc^8}{sc^{19}}$	dc^1, dc^2, ver^1, sal^1 hum, sc

Таким образом данные по редукции макрохет показывают, что ac и ac′ действуют различно. Этим различием вероятно и объясняется полученная нами разница в отношении количества микрохет у самок $\frac{y-ac-v}{y-ac-v}$ и самок $= \frac{y'-ac'-w^a-sc^8}{y'-ac'-w^a-sc^8}$. Очевидно содержащаяся в хромосоме sc^8-w^a аллель achaete действует значительно слабее (т. е. дает более резкий фенотипический эфект), чем аллель того же гена в линии $y-ac-v$.

VIII. РАЗЛИЧИЯ В ЧАСТОТЕ ЗАТРОНУТОСТИ МОЗАИЧНОСТЬЮ

Сравнивая частоту появления мозаичных самок в различных скрещиваниях как у гомозиготов, так и гетерозиготов по хромосоме sc^8-w^a, можно видеть, что она не является стабильной, но подвержена колебаниям. Причины, вызывающие указанные различия, могут быть очень разнообразными. На частоту отрывов могут оказывать влияние внешняя среда (температура, кормовой рацион и т. п.), физиологическое состояние (возрастные различия, пол) и генотипическая структура особей.

1. Влияние температуры

В работе Гоуэна и Гэй (Gowen and Gay, 1933, 33a, 34) по mottled имеются указания о влиянии температуры на мозаичность. Эфект Y-хромосомы, как показывают данные указанных авторов, связан с температурным воздействием. Вполне возможно предположение, что и на мозаичность в линии sc^8-w^a температура оказывает некоторое влияние.

Нами было проведено небольшое исследование по влиянию на мозаичность низкой температуры (а вместе с этим и влияние продолжительности периода развития). Одновременно были поставлены две совершенно аналогичные серии экспериментов (№ 173 и № 174). В обеих сериях самцы и самки были одного возраста, при этом скрещивания были поставлены на корм одной варки. Таким образом ни возрастные различия ни пищевой рацион не могли оказать влияния.

Мухи из серии № 173 развивались в термостате при температуре 25—27°, серия № 174 была поставлена в температуру 25—27° и держалась там до появления первых личинок. Затем культуры № 174 были перенесены в температуру, колеблющуюся от 9 до 12°.

В первой серии № 173 мухи вывелись на 10-й день. Серию № 174 на 45-й день развития культур мы были вынуждены перенести в термостат, так как развитие настолько затянулось, что появившаяся плесень угрожала гибели всей серии. Перенесение культур в термостат едва ли оказало влияние, так как мухи уже полностью сформировались, о чем свидетельствовало почернение куколок, а также начавшееся вылупление мух в ряде банок. Просмотр самок дал следующие результаты (табл. 8).

Таблица 8

№ серии	Просмотрено ♀♀	Обнаружено мозаиков	В % к общему числу
173	664	363	54,69 ± 1,9333
174	330	211	64,00 ± 2,6720

Приведенные в табл. 8 данные свидетельствуют об отсутствии влияния на частоту отрывов как низкой температуры (при действии ее на изученные в данном случае стадии развития), так и связанной с ней продолжительностью периода развития.

Необходимо отметить, что культуры всех серий содержались при температуре, варьировавшей сравнительно в узких пределах; а поскольку различия в проценте мозаичности имели место даже между сериями, развивавшимися совершенно одновременно (т. е. в одинаковых температурных условиях), нужно думать, что влияние температуры на частоту мозаичности вряд ли может быть за них ответственным.

2. Влияние возраста родителей

Что касается влияния возрастных различий родителей, необходимо отметить, что последнее также едва ли могло оказать влияние на полученные нами проценты мозаичности. Возрастные различия самок во всех сериях опытов были более или менее одинаковыми. Для скрещиваний всегда брались самки на 5—6-й день после начала отбора виргинных самок (т. е. после начала вылупления); таким образом в отношении возраста самок различия имели место только в пределах одной и той же серии, но не между сериями. Возрастные различия самцов варьировали в значительных пределах, но нам неизвестны случаи влияния возраста самцов на проявления признаков в потомстве, и такое влияние трудно предположить.

3. Влияние генотипа

В табл. 9 приведены данные по частоте мозаичности у самок, отличающихся друг от друга по половой хромосоме — оппозитной хромосоме $sc^8 — w^a$.

Таблица 9

Тип скрещивания	♀♀ F_1	Мозаиков у самок						Всего	
		у		у — ас		ас			
		Абс.	%	Абс.	%	Абс.	%	Абс.	%
♀♀ $sc^8 — w^a$ × ♂ $sc^8 — w^a$	1 584	91	5,74	135	8,71	28 (?)	1,77	254	16 ± 09213
♀♀ $sc^8 — w^a$ × ♂♂ $sc^8 — w^a$ ct—f	2 050	82	4,00	121	5,90	1 (?)	0,65	204	9,95 ± 0,6620
♀♀ $sc^8 — w^a$ × ♂♂ y—sc^8—w^a — f	963	80	8,32	49	5,08	1 (?)	0,10	130	13,51 ± 1,1018
♀♀ $sc^8 — w^a$ × ♂♂ y — ac — v	2 022	43	2,12	45	2,27	—	—	88	4,39 ± 0,4386
♀♀ $sc^8 — w^a$ × ♂♂ y — v — f — B	1 649	23	2,19	—	—	—	—	23	2,19 ± 0,5197
♀♀ $sc^8 — w^a$ × ♂♂ y — sc^4	1 087	16	1,47	—	—	—	—	16	1,47 ± 0,3652
♀♀ sc^8—w^a × ♂♂ y—ct—f—car	2 003	93	4,63	—	—	—	—	93	4,63 ± 0,4696
♀♀ $sc^8 — w^a$ × ♂♂ y^4—w^a	534	14	2,62	—	—	—	—	14	2,62 ± 0,6399
♀♀ $sc^8 — w^a$ × ♂♂ y — pn — bb	2 022	215	10,63	—	—	—	—	215	10,63 ± 0,6857
♀♀ sc^8 —w^a × ♂♂ y— ct — f— bb	1 078	114	10,50	—	—	—	—	114	10,50 ± 0,9387
♀♀ $sc^8 — w^a$ × ♂♂ y — pn — car	600	38	6,33	—	—	—	—	38	6,33 ± 0,9938

Сравнение разницы в проценте мозаиков у гетерозиготных по несущей гены у или ас хромосоме самок и самок, гомозиготных в отношении хромосомы $sc^8 — w^a$, нужно вести отдельно, так как вероятность появления мозаичных участков у той и другой категории самок совершенно различна. В то время как у гетерозиготных самок каждый отрыв фиксируется как отдельный мозаик благодаря наличию в оппозитной хромосоме рецессивных генов yellow и achaete, у гомозиготов мозаичность может проявиться только при условии совпадения двух отрывов.

Самки, гомозиготные по $sc^8 — w^a$, но различающиеся по другим участкам половой хромосомы, дают одинаковый процент мозаичности. Имеющие место небольшие колебания зависят от случайных колебаний.

При сравнении гетерозигот (табл. 9) в 2 случаях из восьми наблюдался несколько повышенный процент мозаиков, реально отличающийся от других случаев, именно у самок строения

$$\frac{y — sc^4}{sc^8 — w^a} \text{ и } \frac{y — pn — bb}{sc^8 — w_a}.$$

Нами была исследована причина высокого процента мозаичности у

$$♀♀ \frac{y — pn — bb}{sc^8 — w^a}.$$

Самки $\frac{y — pn \quad bb}{y — pn — bb}$ × ♂♂ $\frac{y—ct—f—car}{}$ → Полученные в F_1 гетерозиготные самки $\frac{y — pn — bb}{y — ct — f\ car}$ были скрещены с ♂♂ y — ct — f — car

В F_2 были получены кроссоверные самцы строения y — ct — f — bb и y — pn — car. Указанные кроссоверные самцы были скрещены с гомо-

зиготными самками $sc^8 - w^a$, и в F_1 просматривались самки. В трех сериях просмотренных самок нами были получены следующие результаты:

1. $\frac{sc^8 - w^a}{y - pn - bb}$ — 10,16 ± 0,6847% мозаиков

2. $\frac{sc^8 - w^a}{y - ct - f - bb}$ — 10,50 ± 0,9337% „

3. $\frac{sc^8 - w^a}{y - pn - car}$ — 6,33 ± 0,9938% „

Первая и вторая серии не дают реальной разницы, давая при этом высокий процент мозаичности по сравнению с остальными гетерозиготами, приведенными в табл. 9. Третья серия реально отличается от первой и второй, но не отличается от остальных гетерозигот, приведенных в табл. 9. Полученные результаты показывают, что на повышение частоты отрывов влияет участок хромосомы y — pn — bb, лежащий правее локуса carnation. Возможно, что здесь играет некоторую роль присутствие в этой хромосоме рецессивного аллеля bobbed.

4. Различия в частоте отрывов при реципрокных скрещиваниях

Интересным явлением, заслуживающим внимания и не описанным до сих пор в генетической литературе, является резкое различие в частоте отрывов при реципрокных скрещиваниях. Вполне возможно, что данное явление имеет место и в других случаях мозаичности, не являясь специфичным только для линии $sc^8 - w^a$.

В табл. 10 приведены наблюдаемые проценты мозаичности у гетерозиготных самок при прямых и реципрокных скрещиваниях. Разница между указанными скрещиваниями чрезвычайно велика, во много раз превосходит те небольшие колебания в процентах мозаичности, которые мы рассматривали выше (табл. 9), и является весьма характерной, наблюдаясь во всех случаях в одном и том же направлении.

Различия в результатах при прямом и реципрокном скрещивании могут быть обусловлены тремя основными причинами:

1) различием по половым хромосомам;
2) ролью плазмона и
3) материнской наследственностью.

Первая из указанных причин в наших случаях не могла иметь места, так как учет мозаичности велся у самок, что исключает возможность различий по половым хромосомам. Поэтому мы занялись анализом двух последних названных нами причин.

Для удобства изложения все случаи, когда в скрещивание берется гомозиготная самка $sc^8 - w^a$, а самец из какой-либо посторонней линии, будем называть прямыми скрещиваниями, случаи же, когда для скрещивания берется из линии $sc^8 - w$ самец, а самка из любой посторонней линии, будем называть реципрокными.

Из табл. 10 видно, что во всех случаях от гомозиготных самок $sc^8 - w^a$, скрещенных с любыми посторонними самцами, несущими гены y или y-ac, образуется потомство с низким процентом мозаичности. При реципрокном скрещивании с любыми посторонними самками, несущими рецессивные гены yellow или yellow и achaete, всегда образуется потомство с высоким процентом мозаичности. Если бы это

Таблица 10

Тип скрещивания	Просм. F_1 ♀♀	Мозаик.	%	Тип скрещивания	Просм. F_1 ♀♀	Мозаик.	%
♀ $\frac{sc^8 - w^a}{sc^8 - w^a} \times$ ♂ $y - ct - f - car$	2 003	93	4,63	♀ $\frac{y - ct - f - car}{y - ct - f - car} \times$ ♂ $sc^8 - w^a$	745	230	31,29
♀ $\frac{sc^8 - w^a}{sc^8 - w^a} \times$ ♂ $y - f - sc^8 - w^a$	963	131	13,5	♀ $\frac{y - f - sc^8 - w^a}{y - f - sc^8 - w^a} \times$ ♂ $sc^8 - w^a$	1 490	539	36,18
♀ $\frac{sc^8 - w^a}{sc^8 - w} \times$ ♂ $y - ac - v$	2 022	88	4,39	♀ $\frac{y - ac - v}{y - ac - v} \times$ ♂ $sc^8 - w^a$	1 122	246	21,92
♀ $\frac{sc^8 - w^a}{sc^8 - w^a} \times$ ♂ $y\,sc^4$	1 087	16	1,47	♀ $\frac{y\,sc^4}{y\,sc^4} \times$ ♂ $sc^8 - w^a$	1 300	401	30,84
♀ $\frac{y - f - sc^8 - w^a}{y - f - sc^8 - w^a} \times$ ♂ $y - ac - v$	2 129	15	0,70	♀ $\frac{y - ac - v}{y - ac - v} \times$ ♂ $y - f - sc^8 - w^a$	890	81	9,10

обусловливалось плазмоном, тогда при всех дальнейших скрещиваниях гетерозиготных самок F_1 от прямого и реципрокного скрещивания должна была бы сохраняться разница в величине процента мозаичности.

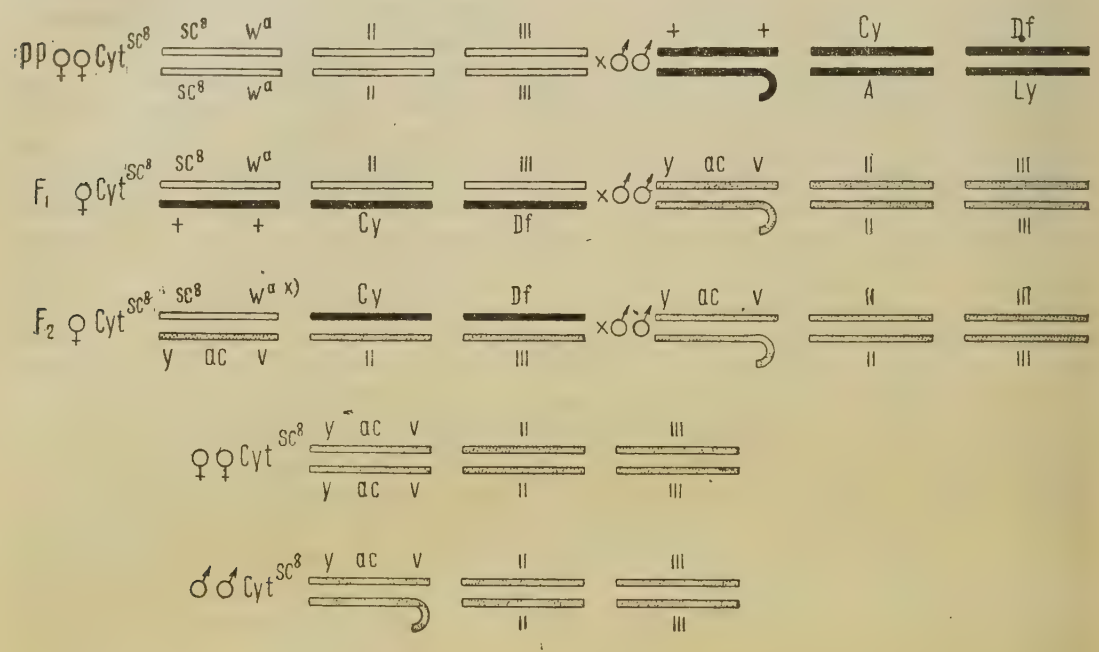
Для выяснения этого нами был предпринят ряд скрещиваний по схеме, приведенной на 342 стр. Поставленные в скобках цифры представляют соответствующие проценты мозаичности у самок.

Из табл. 11 видно, что от гетерозиготных самок, полученных в результате прямого или реципрокного скрещивания, несмотря на возможные различия в плазмоне процент мозаичности остается всегда высоким и в общем одинаков для F_2, F_3 и F_4. В общем в группе А из просмотренных 2 074 ♀♀ оказалось мозаиков 833, или 40,16%, в группе же В из просмотренных 3 068 ♀♀ оказалось мозаиков 1 265, или 41,22%. Если бы разница в прямом и реципрокном скрещивании обусловливалась плазмоном, тогда бы эта разница сохранялась как в пределах отдельных поколений (F_2, F_3, F_4) группы А и В, так и в общих результатах по обеим названным группам, так как в группе А самки всех поколений получили бы плазмон из линии $sc^8 - w^a$, а в группе В из линии $y - ac - v$*. Вывод об отсутствии влияния плазмона подтверждается и другими экспериментальными данными. Из реципрокных скрещиваний вид-

* Речь идет везде о плазме, получаемой от матери, так как общую массу плазмы дает яйцеклетка, но даже если принимать во внимание плазму отца, быть может вносимую сперматозоидом, то и тогда наши выводы остаются в силе, так как при скрещивании гетерозигот отдельно по группе А и группе В с самцами $sc^8 - w^a$ и $y - ac - v$ имеют место тождественные результаты.

но, что во всех случаях, когда плазмон получен от какой-либо из посторонних самок, а не от гомозиготной самки $sc^8 — w^a$, в потомстве имеет место высокий процент мозаиков. Поэтому, если бы в различии процентов при прямом и реципрокном скрещивании играл роль плазмон, тогда при замене его у самок, гомозиготных по y — ac — v; y — ct — f — car; y — v — f B и т. д., на плазмон от гомозиготных самок $sc^8 — w^a$ и при скрещивании таких самок с замененным плазмоном с самцами $sc^8 — w^a$ мы должны были ожидать в потомстве данного скрещивания низкий процент мозаиков.

Нами был заменен плазмон в линии y — ac — v, в результате чего были получены самки с плазмоном из $sc^8 — w^a$ и хромосомным комплексом из линии y — ac — v. Замена была проведена по следующей схеме.



Полученные мухи в течение трех поколений размножались путем инбридинга, а затем ♀♀ $Cyt^{sc\,8}$ $\frac{y — ac — v}{y — ac — v}$ были скрещены с самцами $sc^8 — w^a$, и в F_1 были просмотрены самки для выяснения процента мозаичности. Из просмотренных 475 самок мозаиками оказались 173, или 36,21%, т. е. процент, близкий к проценту при реципрокных скрещиваниях.

Таким образом в противоположность ожиданиям при допущении влияния плазмона был получен не низкий, а высокий процент мозаиков. Разница между прямым и реципрокным скрещиванием несмотря на замену плазмона остается в силе, следовательно объяснять это различие непосредственным влиянием плазмона нельзя.

Из указанных нами выше трех возможных причин, могущих вызывать различия при прямом и реципрокном скрещивании, две оказались не имеющими влияния на это различие.

Нам остается остановиться на вопросе о материнском наследовании как единственной причине, обусловливающей анализируемые различия в случае $sc^8 — w^a$.

---

*) Для скрещивания брались мозаичные самки, что свидетельствовало, что они по половым хромосомам имеют строение $\frac{sc^8 — w^a}{y — ac — v}$.

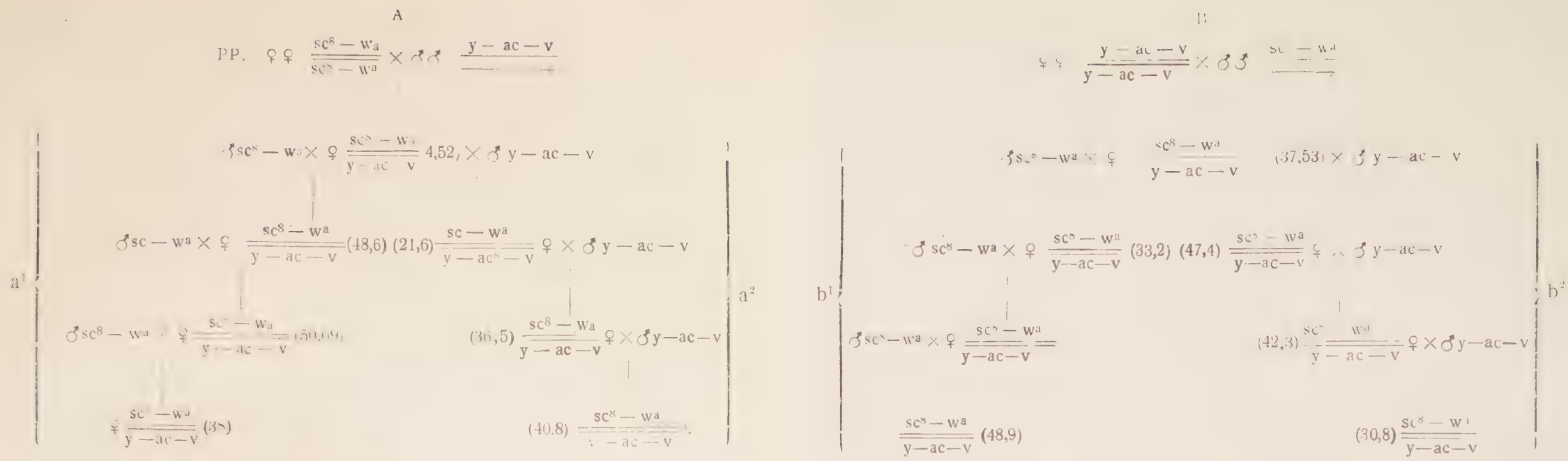
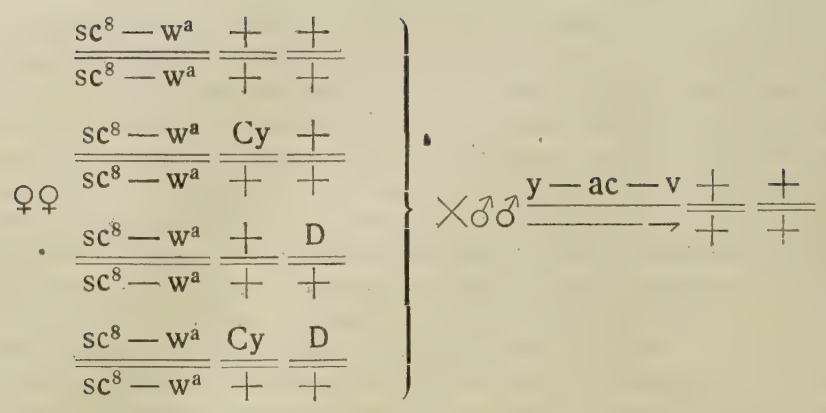


Таблица 11

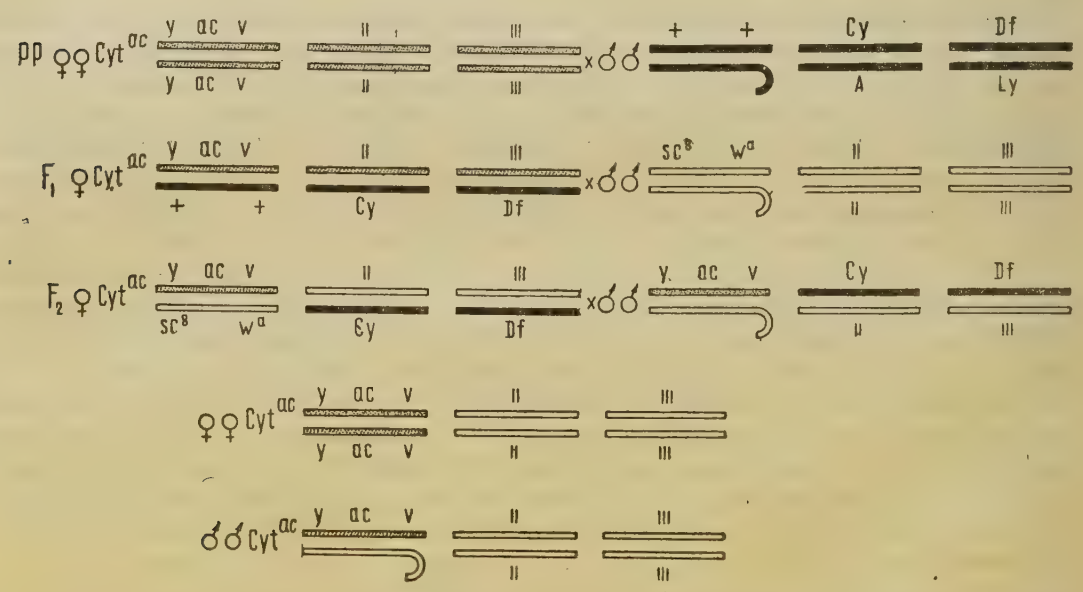
A						B					
a′			a²			b′			b²		
♀♀	моз.	%	♀♀	моз.	%	♀♀	моз.	%	♀♀	моз.	%
330	161	48,6	330	67	21,6	740	246	33,2	514	224	47,4
545	273	50,09	400	146	36,5	468	217	46,2	632	269	42,3
183	70	30,8	286	116	40,8	490	240	48,9	224	69	30,8
1 058	504	47,6 ± ± 1,42	1 016	329	32,3 ± + 1,46	1 698	703	41,1 ± ± 1,20	1 370	562	4 102 ± ± 1,33

Σ 2 074 ♀♀ моз. 8 33=40,16±1,07% Σ 3 068 ♀♀ моз. 1 265=41,22 ± 0,88%



В потомстве от данных скрещиваний отдельно для каждой категории самок учитывался процент мозаиков. Результаты эксперимента, приведенные в табл. 12, также показывают, что в аутосомах линии $sc^8 — w^a$ нет модификаторов, действующих или непосредственно или через плазму матери.

Кроме этого нами были заменены у гомозиготных самок y — ac — v аутосомы на аутосомы из линии $sc^8 — w^a$. Замена была проведена по следующей схеме.



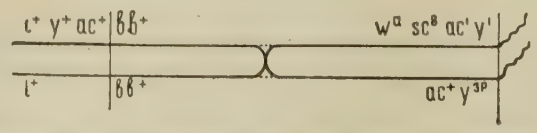
Полученные мухи размножались путем инбридинга в течение трех поколений, и затем самки были скрещены с самцами из чистой культуры $sc^8 — w^a$. Полученные F_1 данные (♀♀ 425 мозаиков 187 = 44%) показывают, что несмотря на замену аутосом в линии y—ac—v на аутосомы из линии $sc^8 — w^a$ процент мозаичности остался высоким, как и при остальных реципрокных скрещиваниях.

Таким образом приведенные 3 эксперимента дают совершенно аналогичные результаты, показывая, что в аутосомах линии $sc^8 — w^a$ модификаторы, понижающие процент мозаичности, отсутствуют. Следовательно очевидно рецессивные модификаторы, действующие через плазму матери и понижающие частоту отрывов, находятся в самой хромосоме $sc^8 — w^a$. О более точной локализации этих модификаторов позволяют судить полученные нами результаты по реципрокным скрещиваниям в линиях $y' — ac' — w^a — sc^8$ и $y — f — w^a — sc^8$. Линия $y' — ac' — w^a — sc^8$ представляет собой кроссоверных мух, получен-

Таблица 12

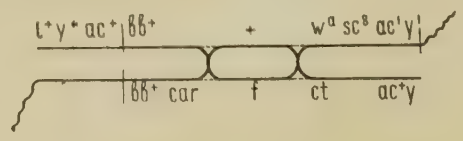
Тип скрещивания	Потомство ♀♀	Просмотр. ♀♀	Мозаиков	В %	m	Общий % по серии
♀ $\frac{sc^8-w^a}{sc^8-w^a}\,\frac{+}{+}\,\frac{+}{+} \times ♂ \frac{y-ac-v}{\longrightarrow}\,\frac{+}{+}\,\frac{+}{+}$	$\frac{sc^8-w^a}{y-ac-v}\,\frac{+}{+}\,\frac{+}{+}$	673	71	11,18	±1,21	11,18±1,21
♀ $\frac{sc^8-w^a}{sc^8-w^a}\,\frac{Cy}{+}\,\frac{+}{+} \times ♂ \frac{y-ac-v}{\longrightarrow}\,\frac{+}{+}\,\frac{+}{+}$	$\frac{sc^8-w^a}{y-ac-v}\,\frac{+}{+}\,\frac{+}{+}$	267	29	10,87	±1,20	10,91±1,22
	$\frac{sc^8-w^a}{y-ac-v}\,\frac{y}{+}\,\frac{+}{+}$	347	38	10,95	±1,67	
♀ $\frac{sc^8-w^a}{sc^8-w^a}\,\frac{+}{+}\,\frac{D}{+} \times ♂ \frac{y-ac-v}{\longrightarrow}\,\frac{+}{+}\,\frac{+}{+}$	$\frac{sc^8-w^a}{y-ac-v}\,\frac{+}{+}\,\frac{+}{+}$	254	30	11,81	±2,03	10,78±1,28
	$\frac{sc^8-w^a}{y-ac-v}\,\frac{+}{+}\,\frac{D}{+}$	228	22	9,40	±1,93	
♀ $\frac{sc^8-w^a}{sc^8-w^a}\,\frac{Cy}{+}\,\frac{D}{+} \times ♂ \frac{y-ac-v}{\longrightarrow}\,\frac{+}{+}\,\frac{+}{+}$	$\frac{sc^8-w^a}{y-ac-v}\,\frac{+}{+}\,\frac{+}{+}$	114	21	18,42	±1,20	14,42±1,43
	$\frac{cs^8-w^a}{y-ac-v}\,\frac{Cy}{+}\,\frac{+}{+}$	186	27	15,13	±2,60	
	$\frac{sc^8-w^a}{y-ac-v}\,\frac{+}{+}\,\frac{D}{+}$	162	21	12,96	±2,75	
	$\frac{sc^8-w^a}{y-ac-v}\,\frac{Cy}{+}\,\frac{D}{+}$	127	16	12,50	±2,77	

ных, как уже указывалось выше, в результате кроссинговера между хромосомами y^{3P} и $sc^8 — w^a$. У мух данной линии левый конец хро-



мосомы $sc^8—w^a$ оказался в результате кроссинговера замененным левым концом из хромосомы y^{3P}. В какой области прошел кроссинговер, нам не известно.

Линия $y — f — w^a — sc^8$ была получена также в результате кроссинговера. В потомстве от скрещивания ♀ $\frac{sc^8 — w^a}{sc^8 — w^a}$ с самцами $y — ct — f — car$ возникла самка yellow (см. стр. 326). В результате кроссинговера между хромосомами $y — sc^8 — w^a$ и $y — ct — f — car$ был получен самец $y — f — w^a — sc^8$, который и послужил для выве-



дения гомозиготной линии.

Поставленные реципрокные скрещивания дали следующие результаты:

I
♀♀ $\frac{sc^8 - w^a}{sc^8 — w^a}$ × ♂♂ $y — f — w^a — sc^8$
F_1 ♀♀ — 963 Мозаик. — 131 = 13, 5 ± 1,10%

♀♀ $\frac{y — f — w^a — sc^8}{y — f — w^a — sc^8}$ × ♂♂ $sc^8 — w^a$
F_1 ♀♀ — 1490 Мозаик. — 539 = 36,18 ± 0,93%

II
♀♀ $\frac{sc^8 — w^a}{sc^8 — w^a}$ × ♂♂ $y' — ac' — w^a — sc^8$
F_1 ♀♀ — 441 Мозаик. — 90 = 20,4 ± 1,92%

♀♀ $\frac{y' — ac' — w^a — sc^8}{y' — ac' — w^a — sc^8}$ × ♂♂ $sc^8 — w^a$
F_1 ♀♀ — 307 Мозаик. — 87 = 28,33 ± 2,53%

Таким образом между первыми двумя скрещиваниями имеется резкое различие, характерное для всех случаев прямого и реципрокного скрещивания; во вторых двух скрещиваниях нет никакого отличия прямого скрещивания от реципрокного (имеющаяся разница статистически не реальна). Разница в поведении двух изученных кроссоверных линий может быть объяснена только разницей в строении их половых хромосом. В одном случае был заменен левый конец хромосомы, причем мы не в состоянии ответить, насколько далеко направо прошел кроссинговер. В случае $y — f — w^a — sc^8$ был заменен район от гена ct до гена car. Следовательно модификаторы, понижающие частоту отрывов в линии $sc^8 — w^a$, очевидно сосредоточены в районе, лежащем правее гена ct.

Необходимо остановиться еще на одной особенности явления мозаичности в линии $sc^8 — w^a$, не поддающейся пока объяснению. Очевидно, что гомозиготность по хромосоме $sc^8 — w^a$ каким-то образом повышает вероятность отрывов и утери нестойкого участка этой хромосомы. При наличии несомненно присутствующих в хромосоме

$sc^8 — w^a$ модификаторов, понижающих частоту отрывов, следовало бы ожидать, что процент мозаиков среди гомозиготных самок этой линии будет значительно ниже, чем среди самок, получающихся от скрещивания гомозиготной самки $sc^8 — w^a$ с посторонними самцами, несущими гены yellow и achaete, ибо у этих последних мы можем регистрировать все случаи утери нестойкого участка, у гомозиготных же самок $sc^8 — w^a$ — только те случаи, когда отрывы происходят одновременно в обеих хромосомах. Даже если допустить, что у гомозиготных самок $sc^8 — w^a$ отрыв и утеря нестойкого участка происходят всегда одновременно в обеих хромосомах, то и тогда частота мозаиков не должна превосходить у них частоту, наблюдаемую среди самок, гетерозиготных по y — ac и произошедших от матери $sc^8 — w^a$. Между тем процент мозаиков у таких гетерозигот не превышает 6—10, у гомозиготных самок $sc^8 — w^a$ он не спускается ниже 9 и достигает в некоторых сериях 28. Обусловлено ли это явление наличием в хромосоме $sc^8 — w^a$ каких-либо рецессивных генов, повышающих частоту отрывов, или же оно определяется тождественностью структуры обеих половых хромосом у самок $sc^8 — w^a$, остается невыясненным.

Наличие модификаторов, понижающих частоту отрывов, должно быть истолковано как результат естественного отбора. Целый ряд оснований заставляет предполагать, что нарушение структуры хромосомы $sc^8 — w^a$ в результате поломки, сопровождаемое утерей ее левого конца, не является безразличным для организма и что мозаичность понижает жизнеспособность мух. Сравнительно редкое появление резких мозаиков, затрагивающих большие участки, может объясняться гибелью последних. В пользу вредного влияния мозаичности говорит и то обстоятельство, что самцы, имеющие хромосому с оборванным нестойким участком, несомненно погибают (вероятно также гибли бы и гомозиготные по такой хромосоме самки). Интересным является вопрос, почему не гибнут клетки на мозаичных участках, имеющие такую же генотипическую структуру: очевидно, что утеря нестойкой части хромосомы не всегда является летальной для соматических клеток; при этом однако весьма вероятно, что не гибнут только клетки, расположенные в определенных районах тела мухи (грудь, голова). Что отдельные мозаичные клетки гибнут, показывают случаи гибели клеток в глазу. Мы наблюдали четыре случая резкой мозаичности на голове, которая захватывала и район глаза (см. цветн. табл.). На глазу часть щетинок была желтой, часть нормальной, и кроме того были участки с редуцированными фасетками, где были видны также почерневшие, погибшие клетки гиподермы. Все 4 случая наблюдались у гомозиготных самок $sc^8 — w^a$. Все это подтверждает предположение об отрицательном влиянии мозаичности на жизнеспособность. Этот эфект мозаичности и послужил очевидно предпосылкой для накопления в линии $sc^8 — w^a$ модификаторов, понижающих мозаичность. В свете этих соображений становится более понятным также и то, почему указанные модификаторы действуют через плазму яйца. Наиболее вредные последствия мозаичности должны обнаруживаться в случае отрывов и утери нестойкого участка на ранних эмбриональных стадиях: чем раньше произойдет отрыв, тем большие участки взрослой мухи будут проявлять мозаичные признаки. Очевидно развитие этих ранних стадий в значительной мере определяется плазмой яйца, из которого они образуются, и отбор шел именно в направлении модификаторов, обладающих материнским эфектом, так как этим путем достигалась наибольшая страховка организмов от резкого проявления отрицательных влияний мозаичности.

5. Возможные причины низкого процента мозаичности у самцов

Несмотря на то что мы, как уже указывалось выше, не ставили в своем исследовании специальной задачи анализа мозаичности у самцов sc^8—w^a, однако просмотр большого количества самцов, а также учет частоты мозаичности по самцам в отдельных сериях скрещиваний показали, что самцы sc^8—w^a имеют низкий процент мозаичности по сравнению с самками, что и побудило нас высказать некоторые соображения о причинах этого различия*. Для иллюстрации разницы в проценте мозаичности у самцов и самок укажем, что например в скрещивании гомозиготных самок sc^8—w^a с ♂ sc^8—w^a у самок процент мозаичности равен 16, у самцов же мозаичность равна 1,7%; в скрещивании ♀ $\frac{sc^8-w^a}{sc^8-w^a}$ × ♂ sc^8—w^a-ct—f процент у самок 9,95%, у самцов 0,45; в скрещивании ♀ $\frac{sc^8-w^a}{sc^8-w^a}$ × ♂ y—pn—bb процент мозаиков у самок 10,6, у самцов 0,84 (см. табл. 2). Для объяснения этого явления С. М. Гершензоном была предложена гипотеза о возможной тормозящей отрывы роли Y-хромосомы. При этом С. М. Гершензон исходил из аналогичных наблюдений ряда авторов, (Гоуэн и Гэй (1931, 1934), Гоуэн (1931), Дубинин и Гептнер (1934), Добржанский и Шульц (1934)], касающихся тормозящего влияния Y на проявление мозаичности, а также из развиваемого им представления о таком же действии Y-хромосомы и на разрывы, вызываемые X-лучами Паттерсона (1929) и Фризена (1932).

Для анализа зависимости нестойкого участка хромосомы sc^8—w^a от наличия Y-хромосомы нами была использована следующая схема скрещивания: самки $\widehat{XXY}$, имеющие на одной из аутосом (не определено) транслокацию из левого конца хромосомы sc^8—w^a, скрещивались с самцами y—ac—v. В F_1 образуются 2 категории самцов и самок, имеющие транслокацию и лишенные таковой, которые легко различимы, так как все мухи, несущие транслокацию, имеют серую окраску тела и черные щетинки, поскольку транслокация содержит нормальную аллель yellow и покрывает проявление рецессивного y. Из F_1 нами были взяты для дальнейших скрещиваний самцы y—ac—v, несущие транслокацию, о чем свидетельствовала нормальная окраска тела и глаза vermilion. Указанные самцы были скрещены с самками $\widehat{XXY}$ и y—ac—v, и в потомстве от данных скрещивания среди фенотипически нормальных самок изучалась частота появления мозаиков. Несмотря на небольшой материал (см. табл. 13) результаты очень отчетливо говорят за подавление мозаичности Y-хромосомой.

Таблица 13

♀♀ y—ac—v (Tr)			♀♀ $\widehat{XXY}$ (Tr)		
♀♀	Мозаик.	%	♀♀	Мозаик.	%
324	128	37,2	368	8	2,21

Интересно отметить, что за исключением исследованного Дубининым и Гептнер случая с геном *A* и случая Добржанского и Шульца

* Полученные нами данные расходятся с данными Паттерсона (1933), который несмотря на большой просмотренный им материал по sc^8—w^a отмечает в своей работе, что у самцов sc^8—w^a мозаичных особей ему наблюдать не удалось.

во всех остальных отмеченных в литературе случаях имеет место подавление Y-хромосомой повидимому хромосомных разрывов. Являются ли случаи, наблюдаемые Дубининым и Добржанским, исключением из остальных, сказать сейчас трудно, так как приводимый ими материал хотя и трактуется как мутабильные гены, все же, как нам кажется, этот вопрос требует еще дальнейшего изучения. Трудно представить, чтобы Y-хромосома обладала таким универсальным действием и являлась супрессором одновременно и по отношению к разрывам хромосом и по отношению к мутабильным генам, и вероятнее, что дальнейший анализ покажет, что и в этих 2 случаях мозаичность обусловливается разрывами хромосом.

IX. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ХРОМОСОМЫ SC^8—W^a

Анализ хромосомы sc^8—w^a показал, что последняя имеет сложную структуру и наряду с инверсией, почти полностью захватившей хромосому, имеет еще дупликацию по рецессивным генам yellow и achaete. Как уже указывалось выше, хромосома sc^8—w^a была получена Б. Н. Сидоровым в скрещивании рентгенизованных ♂♂ w^a × ♀♀ XX. В работе Б. Н. Сидорова нет никаких указаний на появление мозаиков в полученной ими линии. Это вызывает необходимость сделать два предположения о возникновении указанной хромосомы. Если мозаичность возникла одновременно с образованием инверсии, тогда вероятнее всего в сперматозоиде, несшем хромосому w^a, расщепленную на две хроматиды, произошел одновременно разрыв в 2 точках. При этом направо в месте разрыва одновременно мутировали гены scute, yellow и achaete или обнаружился position effect. Если же мозаичность не связана с образованием инверсии, а представляет собой вторичное явление, возникшее уже после, тогда дупликация рецессивных генов yellow и achaete могла быть получена и совершенно самостоятельно, независимо от возникновения инверсии. Обе эти возможности имеют только гипотетический характер, и поскольку вопрос о моменте возникновения мозаичности не может быть решен, мы не имеем оснований отдавать предпочтение той или другой из них.

За руководство настоящей работой автор выражает свою глубокую благодарность С. М. Гершензону. За серьезную критику и ряд ценных указаний при обсуждении настоящей работы автор выражает свою благодарность доктору Г. Г. Меллеру.

ЛИТЕРАТУРА

1. Агол И. И. 1929. Ступенчатый аллеломорфизм у D. melanogaster. Трансген. scute—4. Журн. экспер. биол., т. 6, вып. 2, стр. 86—101.—2. Агол И. И. 1932. Выявление скрытых частей аллеломорфов scute при помощи deficiency (К вопросу о ступенчатом аллеломорфизме). Биол. журн., т. 1, вып. 3—4, стр. 9—20.—3. Du Bois Anne Marie. 1932. Chromosome elimination during cleavage in the eggs of Sciara Proc. of the VI Intern. cong. of genetics. Vol. 2.—4. Bridges C. 1925. Elimination of chromosomes due to a mutant (Minute-n) in D. melanogaster. Proc. Nat. Acad. Sci. Vol. XI, p. 701—706.—5. Demerec M. 1926. Reddish—a frequently mutating character in D. virilis. Proc. Nat. Acad. Sci. Vol. XII, p. 11—16.—6. Demerec M. 1926. Miniature *a*—a second frequently mutating character in D. virilis. Proc. Nat. Acad. Sci. Vol. XII, p. 687—690.—7. Demerec M. 1928. The behavior of mutable genes. Verh. d. V Intern. Kongr. f. Vererb. Berlin. Vol. I. p. 183—193.—8. Demerec M. 1927. Magenta α—a third frequently mutating character in D. virilis. Proc. Nat. Acad. Sci. Vol. XIII, p. 249—253.—9. Demerec M. 1928. Mutable characters of D. virilis I. Reddish alpha body character. Genetics, Vol. XII. p. 359—388.—10. Demerec M. 1931. Behavior of two mutable genes of Delphinium ajacis. J. of Genet. Vol. 24, p. 179—198.—11. Demerec M. 1932. Effect of temperature of the rate of change of the unstable miniature—3 γ—gene of D. virilis, Proc. Nat. Acad. Sci. Vol. XVIII, p. 430—434.—12. Demerec M. 1931. Biological action of small deficiencies of X-chromosome of D. melanogaster. Proc. Nat. Acad.

Sci. Vol. XX, p. 354—359.—13. Demerec M. 1934. Gene deficiencies as cell lethals in D. melanogaster. Amer. Nat. Vol. 68.—14. Дубинин Н. П. 1929. Исследование ступенчатого аллеломорфизма у D. melanogaster. I. Аллеломорфы scute—1, scute—2, scute—3. Журн. экспер. биол., т. V, стр. 53—85.—15. Дубинин Н. П. 1930. Ступенчатый аллеломорфизм у D. melanogaster. VI. Аллеломорфы sc^7, ac^2—sc^{10}, ac^1—sc^{11},—ac^3—sc^{13}.— 16. Дубинин Н. П. Гептнер М. А. 1934. Новый фенотипический эфект Y-хромосомы у D. melanogaster. Биол. журн. т. III, стр. 146—166.—17. Ephrussi. 1934. The absence of autonomy in the development of the effects of certain deficiencies in D. melanogaster, Proc. Nat. Acad. Sci. Vol. XX, p. 420—422.—18. Фризен Г. Г. 1932. Сравнительное изучени частоты соматических разрывов хромосом у самок и самцов D. melanogaster. Биол. журн., т. I стр. 47—51.—19. Гершензон С. М. 1933. Новые данные о генетически инертном участке X-хромосомы у D. melanogaster. Биол. журн., т. II стр. 145—160.—20. Gowen J. 1931. Variegated eye-colour in Drosophila. Anat. Rec. Vol. 51, p. 109.—21. Gowen J. Wa. Gay E. H.1933.Eversporting as a function of the Y-chromosome in D melanogaster. Proc. Nat. Acad. Sci. Vol. XIX. p. 122—126.—22. Gowen J. and Gay E. 1934. Chromosome constitution and behavior in eversporting and mottling in D. melanogaster. Genetics. Vol. XIX, N. 3.—23. Glass H. Bentley. 1932. A study of dominant mosaic eye-colour mutants in Drosophila. Proc. of the VI Intern. cong. of genet., vol.2—24. Hyde R. and Powell H. 1916. Mosaics in D. ampelophila. Genetics. Vol. I, p. 581—583.—25.—25 Muller H. 1928. The problem of genic modifications. Ver. d. V. Intern. Kongr. Bd. I.—26. Muller H. 1930. Visible mutations e. t. c. F. of Genet. Vol, 23. 27. Muller H. 1930. Types of visible variations induced by X-rays in Drosophila. Jour. of Genetics. Vol. 22, p. 299—334.—28. Muller H. and Stone W. 1930. Analysis of several induced gene rearrangement involving the X-chromosome of Drosophila (Abst.). Anat. Rec. 47.—29. Muller H. League B. and Offerman, C. 1931. Effects of dosage changes of sex linked genes, and the compensatory effects of other gene differences between male and female (Abst.). Anat. Rec. Vol. 51, p. 110.—30. Muller H. 1932. Further studies on the nature and causes of gene mutations. Proc. of the VI Int. Congr. of genet. Vol. 1. p. 213—255.—31. Меллер Г. Г. и Прокофьева А. А. 1934. Непрерывность и дискретность наследственного вещества. Докл. Акад. наук СССР, т. IV, стр. 74—89.—32. Mavorj. 1921. Elimination of the X-chromosome from the egges of D. melanogaster by X-rays. Proc. Soc. Exp. Biol. Med. Vol. XVIII, p. 303—304.—33. Morgan L. 1929. Composites of D. melanogaster. Publication No. 399 of Carnegie Institution of Washington, p. 225—296.—34. Morgan T. 1907. The causes of gynandromorphs in insects. Am. Nat. Vol. XLI, p. 715—718.—35. Morgan T. 1914. Mosaics and gynandromorphs in Drosophila. Proc. Soc. Exp. Biol. and Med. Vol. XI, p. 171—172.—36. Morgan T. 1919. The origin of gynandromorphs. Carnegie Inst. Wash. Publ. No. 278, p. 1—122.—37. Mohr O. 1927. A genetical and cytological analysis of a section deficiency involving four units of the X-chromosome in D. melanogaster. Zeits. ind. Abst. Vererb. XXXII. p. 108—232.—38. Mohr O. 1927. Exaggeration and inhibition phenomena. Norsk. Videnskapa-Akad. i. Oslo. Vol. 1, p. 6—19.—39. Mohr O. 1929. Exaggeration and inhibition phenomena encountered in the analysis of an autosomal dominant. Zeits. ind. Abst. Vererb. 500. S. 113—200.—40. Mohr O. 1932. On the potency of mutant genes and wild-type allelomorphs. Proc. of the VI Int. Congr. of Genet. Vol. I.—41. Patterson J. 1928. The effects of X-rays in producing mutations in the somatic cells of D. melanogaster. Science. Vol. 68, p. 41—43.—42. Patterson J. 1929. The production of mutations in somatic cells of D. melanogaster by means of X-rays. J. of Exp. Zool. Vol. 53, p. 327—372.—43. Patterson J. 1929. X-rays and somatic mutations. J. of Hered. Vol. XX, p. 261—268.—44. Patterson J. 1930. Proof that the entire chromosome is not eliminated in the production of somatic variations by X-rays in D. melanogaster. Genetics. Vol. 15.—45. Patterson J. 1931. The production of gynandromorphs in D. melanogaster by X-rays. J. of Exp. Zool. Vol. 60, No. 2.—46. Patterson J. 1932. A new type of mottled-eyed Drosophila due to an unstable translocation. Genetics. Vol. 17, p. 38—59.—47. Patterson J. 1932. The mechanism of mosaics formation in Drosophila. Proc. of the VI Int. Cong. of Genet. Vol. 2.—48. Patterson J. 1933. The mechanism of mosaic formation in Drosophila. Genetics. Vol. 18, p. 32—52.—49. Painter S. 1934. The morphology of the X-chromosome in salivary glands of D. melanogaster and new type of chromosome map for this element. Genetics. Vol. 19, No. 5.—50. Сидоров Б. П. 1931. Исследование ступенчатого аллеломорфизма у D. melanogaster. Случай возникновения аллеломорфа scute, вызывающего одновременно признаки Hairy-wing (мутация scute-8). Журн. экспер. биол., т. VII, стр. 28—40.—51. Stern C. 1927. Über Chromosomenelimination bei der Taufliege. Naturwiss. Bd. 5.—52. Stern C. 1929. Über die additive Wirkung multipler Allele. Biol. Zbl. Bd. 49, S. 261—290.—53. Sturtevant A. 1920. The vermilion gene and gynandromorphism. Proc. Soc. Exp. Biol. and Med. Vol. XVII, p. 70—71.—54. Sturtevant A. 1927. The effect of the Bar gene of Drosophila in mosaic eyes. J. Exp. Zool. Vol. XLVI, p. 493—498.—55. Sturtevant A. 1929. The claret mutant type of D. simulans: a study of chromosome elimination and of cell lincage. Zeits. f. Wiss. Zool. Bd 135, H. 3/4.—56. Sturtevant A. 1932. The

use of mosaics in the study of the developmental effect of genes. Proc. of the VI Int. Cong. of genet. Vol. 1, p. 304—307.—57. Schultz J. and Dobzhansky Th. 1934. The relation of a dominant eye-colour in D. melanogaster to the associated chromosome rearrangement. Genetics. Vol. 19, p. 344—364.

AN INVESTIGATION OF AN UNSTABLE CHROMOSOME IN DROSOPHILA MELANOGASTER AND OF THE MOSAICISM CAUSED BY IT

N. I. Noujdin

Moscow State University, Zoological Institute, Genetical Laboratory

Summary

1. Females of Drosophila melanogaster homozygous for the sc^8w^a X-chromosome are characterized by a high frequency of mosaic individuals among them. The mosaic spots of these individuals are more or less completely deprived of microchaetes and bristles and show a light brownish-yellow colour resembling the colour of yellow flies. Males carrying the sc^8w^a chromosome also show similar mosaic spots, but much less frequently than the females. A detailed qualitative and quantitative description of mosaics in the sc^8w^a stock is given.

2. Females heterozygous for the sc^8w^a X-chromosome and a chromosome carrying the normal allels of the genes yellow and achaete never show such mosaic spots. Females heterozygous for the sc^8w^a chromosome and a chromosome carrying yellow frequently show yellow mosaic spots. Similar females heterozygous for a chromosome carrying not only yellow, but also achaete show the absence of microchaetes and bristles on the mosaic spots characteristic for the mosaics in the sc^8w^a homozygous stock.

3. The nature of the mosaic spots is discussed and a number of arguments given in favour of the view that they result through the loss in somatic cells of the left (non-inverted) region of the sc^8w^a chromosome carrying the normal allels of yellow and achaete. This hypothesis is strengthened by the fact that similar losses occasionally occur also in the germ cells; the frequency of such germinal losses can be considerably increased by x-ray treatment. The resulting chromosomes are lethal in homozygous condition. Both the somatic and germinal breakages indicate that the chromosome breaks at or very near the left break of the inversion (which is thus probably a „weak" point in the chromosome).

4. The existence of yellow-achaete mosaic spots in homozygous sc^8w^a females and sc^8w^a males can be explained by two alternative hypotheses, both of which are discussed. The first of them is based on the presence-absence theory. The second hypothesis assumes the existence in the sc^8w^a chromosome of a duplication somewhere to the right of the left break of the inversion, including the recessive genes yellow and achaete.

An attempt to solve this question involved the analysis of an X-chromosome obtained through crossing-over between the sc^8w^a and the y^3 (Patterson) chromosomes. An investigation of this latter chromosome showed that it contains a long inversion, the left break of which lies to the left of yellow, so that the genes y^3 and ac^+ are located in this chromosome on the right end. Crossover males which have an X-chromosome the left part of which is derived from the y^3 chromosome and the right part from the sc^8w^a chromosome are yellow-achaete-$scute^8$-apricot in appearance. Both the hypotheses advanced as an explanation of the mosaic spots in homozygous sc^8w^a flies can be applied to these males as well.

An analysis of the recessive gene achaete showed that it is hypomorphic in nature. Thus, femals of the structure $\frac{y\ ac\ v}{y\ ac\ v}$, carrying two doses

of ac, show a much higher number of microchaetes on the thorax ($M = 173.28 \pm 2.8$) than do females of the structure $\frac{y\ ac\ v}{sc^{19}}$ * which possess only one dose of this gene ($M\text{-}53.1 \pm 1.85$). This fact allowed to predict the theoretical relationships of the mean microchaete numbers in different classes of females stated below (see also Table VII).

Theoretically expected on the basis of the „duplication" hypothesis:

$$\frac{w^a}{w^a} = \frac{sc^8w^a}{sc^8w^a} > \frac{sc^8w^a}{sc^{19}} > \frac{y\ ac\ v}{y\ ac\ v} = \frac{y\ ac\ v}{y'\ ac'^{**}} = \frac{y'\ ac'}{y'\ ac'} > \frac{y\ ac\ v}{sc^{19}} = \frac{y'\ ac'}{sc^{19}}$$

Actually obtained:

$$241 = 255 > 213 > 173 = 130 = 136 > 63 = 56$$

Theoretically expected on the basis of the „presence-absence" hypothesis:

$$\frac{w^a}{w^a} = \frac{sc^8w^a}{sc^8w^a} > \frac{sc^8w^a}{sc^{19}} > \frac{y\ ac\ v}{y\ ac\ v} > \frac{y\ ac\ v}{sc^{19}} = \frac{y\ ac\ v}{y'\ ac'} > \frac{y'\ ac'}{y'\ ac'} = \frac{y\ ac\ v}{y'\ ac'}$$

Actually obtained:

$$241 = 252 = 213 > 173 > 53 < 130 = 136 > 56$$

The comparison of both the theoretical rows with the numbers actually obtained seems to speak in favour of the duplication hypothesis though the problem cannot be as yet regarded as finally solved. Possible sources of errors in the above considerations are discussed.

5. The frequency of mosaic individuals varies in different series, but in all cases, except two, the differences are statistically insignificant (Table 9). The cause of the high percentage of mosaics in $\frac{sc^8w^a}{y\ pn\ bb}$ females was studied and it was shown that the increased frequency of mosaic must be attributed in this case to the action of some factors located to the right of cr in the y pn bb chromosome (possibly to bb itself). Low temperature and retardation of development were shown to have no influence on the frequency of mosaics.

6. The percentage of mosaics produced in the offspring of sc^8w^a males mated to unrelated females is invariably much higher than in the offspring from crosses made reciprocally (Table 10). An analysis of this interesting phenomenon showed that neither the autosomes nor the „plasmon" play any part in it, and that it is caused by recessive modifiers located in the region to the right from ct of the sc^8w^a chromosome. These modifiers act maternally, i. e. through the cytoplasm of the egg. The possible origin of this phenomenon is discussed.

7. The presence of sc^8w^a chromosomes in a homozygous condition increases in some unknown way the probability of mosaic formation in the female itself (though it decreases the frequency of mosaics in its offspring).

---

* sc^{19} incates an X-chromosome from the sc^{19} stock (Muller) lacking the loci of yellow, achacte and scute.

** y'ae' indicates the investigated crossover X-chromosome consisting of the left part of they chromosome and the right part of the sc^8w^a chromosome.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XIV 1935 г. ВЫП. 2

МОРФОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КРУГЛОРОТЫХ СИБИРИ[1]

Б. Г. Иоганзен

(Томск. Западносибирское отделение Всесоюзного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства)

1. ВВЕДЕНИЕ

Исследованиями ряда выдающихся сравнительных анатомов и эмбриологов прошлого столетия были положены основы изучения совершенно своеобразной группы примитивных позвоночных животных, противопоставляемых всем остальным хордовым под названием круглоротых (Cyclostomata), бесчелюстных (Agnatha), непарноносовых (Monorhini), мешкожаберных (Marsipobranchii) и т. д. Фауна круглоротых Сибири представлена миноговыми, которые принадлежат к организмам, широко распространенным на земном шаре.

Несмотря на наличие в прошлом большого интереса к миногам как объекту зоологических исследований, мы очень плохо знаем их распространение, биологию и менее всего их экологические особенности. Современная систематика уже не удовлетворяется прежними данными, ее критерии претерпели существенную эволюцию. Морфолого-анатомические исследования последних лет показали необходимость критического пересмотра работ и выводов старых авторов.

Если имеются кое-какие современные данные, хотя и очень скудные, относительно миног западноевропейских стран и отчасти европейской части СССР, то нет почти совершенно специальной литературы по миногам обширной Сибири.

Между тем миноги представляют весьма интересную группу. Не говоря уже о том, что некоторые виды их вследствие исключительных пищевых достоинств и массового количества имеют существенное промысловое значение, что является стимулом к их всестороннему изучению, исследование миног представляет и большой теоретический интерес. Совершенно своеобразные и самобытные черты их анатомо-морфологического строения, физиологических отправлений онто- и филогенеза, наконец биологические особенности дают богатый материал для самых разнообразных исследований.

Примитивная анатомическая организация (отсутствие костного скелета и пр.), своеобразные процессы эмбриогенеза и постэмбрионального развития и т. д. не позволяют применять к изучению миног шаблонные методы современных ихтиологических исследований и требуют особого подхода. Лишь начинающее теперь выясняться

[1] Доложено на заседании Зоологической секции Сибирского общества испытателей природы от 4.III. 1934 г.

наличие возрастных морфологических изменений, наличие сезонного и полового диморфизма и пр. проливают совершенно новый свет на явления, не находившие прежде объяснений.

Все сказанное говорит за то, что изучению миног и вообще всей группы круглоротых необходимо уделить значительно больше внимания, чем они его получали. Недостаточно уже одних анатомических исследований. Необходимо перейти к непосредственным наблюдениям в природе и к постановке экспериментальных работ. Только при этих условиях возможно дальнейшее развитие научных знаний о круглоротых, а не построение одних только предположений и рабочих гипотез.

Предлагаемая работа обладает в значительной степени именно этим недостатком, так как основывается лишь на сравнительно небольшом фактическом материале, а главным образом на анализе предшествовавших литературных данных. Выводы, к которым пришел автор, являются по его мнению настолько заслуживающими внимания ихтиологов, что он не счел возможным отложить их опубликование на неопределенно долгое время, пока ему представится возможность получить дополнительный материал. Теперь же к проверке высказанных ниже взглядов смогут приступить и другие.

Автор подчеркивает предварительный характер настоящей работы; многие мысли не являются достаточно развитыми,—в большинстве случаев из-за недостатка фактических данных. Ближайшей своей задачей он считает именно их углубленное развитие продолжением своих исследований над круглоротыми Сибири.

Переходя к рассмотрению материалов, относящихся к миногам Сибири, в частности к миногам бассейна Оби, о которых и будет главным образом впереди речь, мы должны будем сразу же констатировать их крайнюю скудость. Недостаточная резкость внешних отличий разных видов миног и наличие у них сезонных изменений морфологических признаков, которые прежде ошибочно принимались за отличительные видовые, заставляют относиться к литературным данным (особенно к старым работам) с большой осторожностью.

Отсутствие в большинстве работ указаний на время поимки, размеры и характерные признаки описываемых миног делают невозможным использование таких сведений, так как нельзя быть уверенным, какой вид подразумевает автор[1]. Ревизия миног северного полушария, предпринятая Бергом (1931) заставила его не только переоценить литературные данные других авторов, но и пересмотреть свои прежние взгляды.

Малочисленность сведений о миногах Сибири объясняется главным образом отсутствием здесь специального миножного промысла (лишь в последние годы миногу стали ловить на Дальнем Востоке). Случайные же заловы миног происходят сравнительно редко. К этому нужно добавить мешающее познанию миног мнение, распространенное среди сибирского населения, считающего их водяными змеями, „поганью“...

---

[1] В качестве примера укажем сообщение Дулькейта (1924) о присутствии в р. Суйфун (Южноуссурийский край) двух миног—Lampetra fluviatilis japonica и L. planeri reissneri. О последней сказано только, что она „достигает грамадной величины (до 370 мм). Встречается значительно реже L. fluv. japonica“. Можно предположить, что мы имеем дело с одним видом L. japonica, половозрелые экземпляры которого (сильно укороченные, со сближенными спинными плавниками и тупыми зубами,—признаки, которые прежде считались характерными для ручьевой формы) автором были приняты за L. reissneri, не бывающей по Бергу (1932) длиннее 18 см. Поэтому последняя и „встречается значительно реже“; отсутствие дат поимок препятствует категорическому утверждению этой догадки.

В основу настоящей работы положены результаты обработки небольшой коллекции миног Томского государственного университета (Зоологический музей, кабинет ихтиологии и гидробиологии, кабинет зоологии беспозвоночных), дополненные некоторыми материалами Западносибирского отделения ВНИОРХ. Коллекция ТГУ морфометрически еще не обрабатывалась, если не считать некоторых попыток в этом отношении проф. Г. Э. Иоганзена (1914) и проф. М. Д. Рузского (1916), ограничившихся несколькими изменениями, нигде не опубликованными, частично использованных ниже. В литературе имеются сведения о миногах ТГУ в работах Аникина (1905) и Рузского (1920).

2. ОБЩИЕ СООБРАЖЕНИЯ О МИНОГАХ ЕВРАЗИИ

„Обзором миног северного полушария" Берг (1931) внес значительную ясность в вопросы систематики и распространения круглоротых палеарктики и неарктики. Он устанавливает присутствие здесь 14 видов и 2 подвидов миног, относимых к 5 родам. Из них в интересующей нас Евразии обитают помимо Petromyzon marinus L. и Caspiomyzon wagneri (Kessler) 9 представителей рода Lampetra Gray.

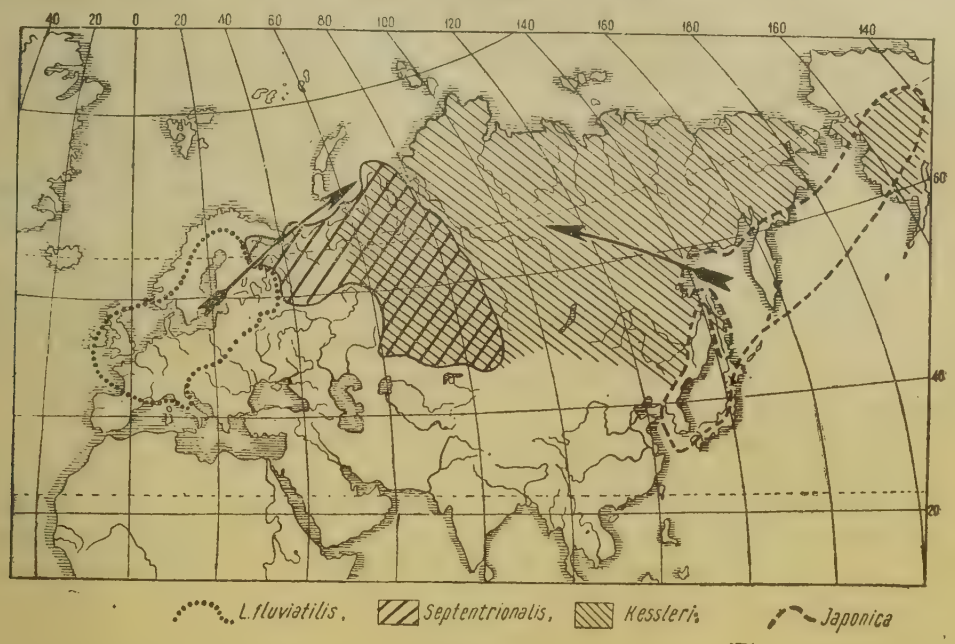


Рис. 1

Связывающими звеньями между фаунами миног Старого и Нового Света являются Petromyzon marinus L. в области Атлантического океана и Lampetra japonica (Mart.) в бассейне Тихого океана. При этом морская минога имеет значительно более обширный ареал распространения (заходя в реки атлантического побережья Европы и Северной Америки), нежели японская, которая тяготеет к восточноазиатскому материку и только частично входит в реки Аляски.

Если взглянуть на географическое распространение отдельных видов миног на евразиатском материке, то бросится в глаза концентрация ареалов различных форм на небольших сравнительно пространствах Западной Европы и Дальнего Востока. Нам кажется, что здесь можно говорить о наличии двух центров распространения миног в палеарктической области — западноев-

ропейском и восточноазиатском. Вопрос о центре (или центрах) возникновения пока оставляем открытым, говоря здесь о центрах распространения миног в сравнительно недавнее (геологически) время.

Таким образом согласно данным Берга (1931) миноги палеарктики распределятся по нашим центрам так: а) западноевропейский центр—7 форм: Petromyzon marinus, Caspiomyzon wagneri, Lampetra fluviatilis, septentrionalis, planeri, danfordi и mariae; б) восточноазиатский центр—4 формы: Lampetra japonica, kessleri, reissneri и morii.

Естественно, что фауну круглоротых средней Сибири, расположенной как раз между вышеупомянутыми центрами, можно рассматривать только как результат взаимодействия фаун запада и востока. Конечно сложение той или иной фауны определяется помимо наличия подходящих физико-географических условий также и активностью видов, наличием тех или иных преград, мешающих расширению ареалов, и прочими причинами.

Разные виды миног по своей природе не являются равнозначными в вопросе создания той или иной фауны круглоротых на данной территории. Среди них можно различать местные, специализировавшиеся формы с ограниченным ареалом распространения (часто в одном бассейне) и формы, приспособляющиеся к разным условиям существования, с широкой областью обитания.

В интересующем нас вопросе видообразования фауны Cyclostomata Сибири каспийская (C. wagneri) и морская (P. marinus) миноги не имеют существенного значения, так как они обособились от общего ствола круглоротых, давшего все 5 родов сем. Petromyzonidae, в значительно более отдаленные времена. Позднейшее замкнутое развитие отдельных представителей (напр. C. wagneri) привело к выработке ряда специфических черт, сделав их эндемиками.

Таким образом ближайших родственников миног Сибири мы должны будем искать только среди представителей рода Lampetra и в первую очередь среди его активных и широко распространенных проходных форм, выходящих в океанические воды и имеющих все возможности широкого расселения.

Подходя с таким критерием к вышеприведенному списку миног, распределенных по западному и восточному центрам их современного распространения, и исключив из него миног средней Сибири, получим:

а) западноевропейский центр—4 вида: проходная 1—речная минога (L. fluviatilis); жилых 3—европейская (L. planeri), венгерская (L. danfordi) и украинская (L. mariae);

б) восточноазиатский центр—3 вида: проходная 1—японская минога (L. japonica); жилых 2—азиатская (L. reissneri) и манчжурская (L. morii).

Таким образом мы приходим к заключению, что на образование современной фауны круглоротых Сибири могли в основном влиять только два вида: Lampetra fluviatilis с запада и Lampetra japonica с востока (рис. 1).

К вопросу происхождения миног Сибири мы еще вернемся ниже, ограничившись пока этими общими соображениями, а сейчас перейдем к характеристике их современного распространения и кратко остановимся на результатах последних наблюдений над западноевропейскими миногами.

Уже давно было замечено, что помимо значительного морфологического вариирования у миног наблюдается и резкая биологическая диференцировка. Одни, обычно крупные, миноги обитают в море и для размножения идут в реки, как и проходные рыбы, совершая

правильные и массовые миграции. Другие, обычно мелкие формы, напротив, почти никогда не совершают правильных странствований и всю свою жизнь проводят в пресных водах—ручьях и речках. Прежде (до 1931 г.) и считалось, что на материке Евразии помимо проходных морской и каспийской водятся только два представителя рода Lampetra: речная (L. fluviatilis) и ручьевая (L. planeri) миноги. Соответствующие формы Зап. Европы признавались за типичные, а миноги Сибири и Дальнего Востока—за их подвиды (L. fluviatilis japonica и L. planeri reissneri).

Главными видовыми различиями этих миног признавались следующие.

Признаки \ Формы	Речная	Ручьевая
Общая длина	До 35—55 см	До 25—35 см
Зубы	Острые	Тупые
Спинные плавники	Разделенные	Слившиеся

Эти признаки, утвержденные официальной литературой, мало кого удовлетворяли, так как сплошь и рядом определение миног затруднялось. Встречались мелкие формы с острыми зубами или крупные с соединенными спинными плавниками и т. д., определение которых не укладывалось в приведенную схему. И исследователи, принимавшиеся за обработку хотя бы небольшой коллекции миног (Грацианов, Аникин и др.), считали своим долгом разные уклонения от „нормы" описывать за новые виды. Это не только не облегчало изучения миног, но окончательно запутывало и без того темную картину видового состава наших Petromyzonidae. За критический пересмотр все возраставшего материала и очищение научных наблюдений от фантастики долго никто не брался.

Работы главным образом Вейсенберга (Weissenberg, 1925 1926, 1927), а затем Ивановой-Берг (1929, 1930, 1931, 1932 и др. подтвердили наличие у миног возрастных изменений (анатомофизиологических и биологических), связанных с процессом их полового созревания. Результаты этих наблюдений имели громадное значение для современной систематики миног, позволив Бергу (1931, 1932) уложить все многообразие описанных ранее миног северного полушария в 5 родов с 16 представителями.

Здесь придется несколько коснуться основных результатов этих наблюдений, без знания которых невозможно вообще понимание ни систематики ни биологии миног. Так как работы проводились преимущественно в Западной Европе, то они касаются исключительно европейских речной (L. fluviatilis) и ручьевой (L. planeri) форм. Разумеется нельзя считать, что те закономерности, которые открыты для этих миног, полностью свойственны и остальным, в частности азиатским миногам, но кое-что основное должно быть обще всем Petromyzonidae.

1. Речная (невская) минога L. fluviatilis L.

Жизнь в море не изучена совершенно; из Немецкого моря известен всего один экземпляр (Вейсенберг, 1926). Предполагают, что морская жизнь миноги длится 1—2 лета. Вход в реки начинается с июля, разгар его в Неве приходится на октябрь. В реке минога при своем подъеме претерпевает ряд изменений, связанных с ее созреванием: острые вначале зубы постепенно тупеют, питание прекращается, кишеч-

ник утончается, дегенерирует, желчный пузырь атрофируется (Тилик, 1932, 45). Происходит общее укорочение тела (ко времени нереста на 23—27%); спинные плавники, разделенные вначале промежутком, делаются выше и соприкасаются основаниями; у самки появляется анальный плавник. Длина осенних ходовых миног в Неве в среднем 30—35 (максимум 40,5) см. Икрометание начинается с июля; отнерестившиеся миноги погибают. (Здесь наблюдается то же явление, что например с дальневосточными лососями, нерестовый ход которых характеризуется продолжительностью, отсутствием питания и сильным истощением, приводящим после нереста почти к поголовному отмиранию производителей. Истощение волжской ходовой миноги можно характеризовать падением жирности ее мяса: 34% в октябре, 28% в феврале и 13% в апреле (см. Киселевич, 1927). Икра и личинки речной миноги мельче таковых непроходной формы. Количество икринок в одной самке варьирует от 4 до 39 тысяч. Превращение происходит в течение всего года в возрасте не менее 4 лет, после чего весной миножки скатываются в море. Превратившиеся миноги длиной 8,6—15,0 см имеют незрелые половые продукты. В море происходит их нагул, рост и созревание.

Помимо обычной крупной формы имеется еще мелкая, рано созревающая forma praecox Berg, повидимому подверженная тем же изменениям, что и крупная: становится половозрелой, достигнув размера 12,5 см; индивидуальная плодовитость достигает 650—10 000 икринок. Эта мелкая проходная форма речной миноги образует в некоторых озерах оседлую расу, часто смешивающуюся с L. planeri (таких же размеров и морфологически сходной).

2. Европейская ручьевая минога—L. planeri (Bloch)

Всю жизнь проводит в пресной воде, преимущественно в ручьях и мелких речках. Небольших (10—16 см) размеров; имеет крупную икру (около 1—1,5 тысяч) и крупных личинок (до 20 см длины). Продолжительность личиночной стадии достигает 5 лет; метаморфоз протекает с сентября по март. Только что превратившиеся миноги имеют разделенные промежутком спинные плавники и зрелые половые продукты и в ту же весну (май) нерестятся. Взрослые не питаются, зубы их всегда тупые, кишечник дегенерировавший. По окончании метаморфоза вскоре приступают к размножению; спинные плавники к этому времени делаются соприкасающимися. После икрометания производители сразу погибают, редко живя еще несколько недель. Имеются указания старых авторов, что отнерестовавшие особи жили в аквариуме еще в течение нескольких лет.

Посленерестовая гибель ручьевых миног, не являющихся проходными, представляет собой крайне любопытный факт, пока не объясненный.

Из этой характеристики обоих видов миног видно, что прежние систематические различия их—величина тела, острота зубов и характер спинных плавников — оказываются непостоянными и нехарактерными для видового разграничения L. fluviatilis и L. planeri. Отсюда мы приходим к выводу, что видовое различие этих миног является не столько морфологическим, сколько биологическим.

Старая видовая классификация миног объяснялась тем, что проходные формы ловились обычно осенью в низовьях рек, где они имели еще острые зубы и разделенные спинные плавники. Ручьевые миноги, для которых эта стадия очень кратковременна и которые попадались преимущественно во время нереста, оказывались с тупыми зубами и соединенными плавниками.

Как видим, упомянутые работы последних лет внесли коренной переворот в наши представления о миногах. Открыты своеобразные закономерности, но остается еще много невыясненных и необъяснимых моментов.

Выше уже указывалось, что Берг признает в своих последних работах наличие на территории Сибири и Дальнего Востока следующих миног: а) проходных: 1) тихоокеанской—Lampetra japonica (Mart.), 2) ледовитоморской—L. japonica septentrionalis Berg и б) непроходных, 3) сибирской—L. japonica kessleri (Anikin), 4) дальневосточной—L. reissneri (Dybowski) и 5) манчжурской—L. morii Berg.

Для этих форм указаны следующие ареалы их географического распространения (Берг).

1. L. J. japonica—Япония, Корея, р. Тумень-Ула, р. Сучан, реки Зауссурийского края, р. Амур (ниже Хабаровска), Камчатка (западные и восточные берега), р. Юкон (Аляска).

2. L. J. septentrionalis—бассейн Белого моря, Чешский залив, Печора, бассейн Оби (реки Тура, Тобол, Иртыш, Томь, Обь).

3. L. J. kessleri—бассейн Ледовитого океана от Печоры до Колымы, Анадырь, Аляска, Сахалин.

4. L. reissneri—Япония, речки окрестностей Владивостока и восточного склона Сихота-алина, бассейн Амура, Сахалин, Камчатка, Анадырь.

5. L. morii—Манчжурия и Корея.

В интересующей нас области, тяготеющей к Северному Полярному морю, распространены таким образом две миноги: ледовитоморская проходная—Lampetra japonica septentrionalis Berg и сибирская непроходная—L. japonica kessleri (Anikin).[1] На них мы и сосредоточим свое главное внимание.

3. ЛЕДОВИТОМОРСКАЯ (КРУПНАЯ) МИНОГА

В настоящем разделе мы укажем местонахождения исследованных нами ледовитоморских миног, отметим основные их морфологические признаки и остановимся на особенностях биологии этого вида в Обском бассейне и вопросе его происхождения здесь. Ниже по этому же плану будет дано описание и второго вида—мелкой сибирской миноги.

Таблица 1

Места и даты залова[2]

№	Место	Дата	Длина L_0	Коллекция	Примечание
1	р. Тура у Тюмени . .	2.VIII.1908 г.	340 мм	ТГУ	Исслед. Г. Иоганзена и М. Рузского
2	р. Обь у Березова . .	VI—VII.1915 г.	289	„	Исслед. М. Рузского
3	р. Томь у Томска . . .	25.V.1916 г.	408	„	
4	„ „ . . .	10.X.1914 г.	215	„	
5	р. Обь у Барнаула . .	1.VII.1918 г.	280	Барнаул. музей	Исслед. В. Башмакова
6	Сема	1902 г.	—	„	„

Морфологическая характеристика

Единственным правильным методом морфологического сравнения миног Сибири как между собой, так и с другими палеарктическими видами может быть только метод вариационной статистики, оперирующий с большим материалом и устраняющий влияние резких индивидуальных и случайных отклонений.

---

[1] Говоря в дальнейшем о „сибирских миногах“, мы будем подразумевать именно последних, противопоставляя им обе формы под названием „миног Сибири“.

[2] Все даты по новому стилю. L_0—длина всего тела в момент поимки, определенной вычислением (см. ниже). Вскрытие музейных экземпляров миног не могло быть произведено, поэтому указания пола являются лишь ориентировочными по присутствию у самцов пениса („penis artiges Spritzrohr“—Hatta, 1911, 6; „penis“ Herfort, 1901).

Подобный анализ, предпринятый на большом и однородном материале, с учетом полового и сезонного диморфизма только и обеспечит возможность получения правильных выводов. При этом все измерения должны производиться над свежими экземплярами, так как консервация их сильно изменяет общие размеры тела (сокращает) и очевидно непропорционально отдельные части его.

Пока таких данных по миногам еще нет. Поэтому нам приходится ограничиться лишь приведением эмпирических данных, откладывая сравнительно-морфологический анализ на будущее время. На каждом экземпляре проделано 37 наблюдений, все пластические признаки выражены в процентах длины тела и головы (31 индекс). Измерения производились по расширенной нами программе Правдина (1931), приведенной в приложении; там же таблицы измерений.

Почти полное отсутствие в литературе данных по морфометрии миног заставляет привести полностью журналы измерений, дабы был сравнительный материал для будущих работ по круглоротым.

Основные особенности исследованных экземпляров миног сводятся к следующему (следуем номерам табл. 1):

1) L_{14}[1]$=324$ ($L_0 \sim 340$); зубы острые, верхнечелюстных 2, нижнечелюстных 1^2+4+1^2 ($2/1^2+4+1^2$). Поймана минога в р. Туре у Тюмени 2.VIII (20.VII). 1908 г. присосавшейся к чебаку (вытащенному на удочку) П. Проскуряковым. $1-2D=19$ мм.

2) $L_{16}=275$ ($L_0 \sim 289$); зубы 2) 1^2+6+1^2; $1-2D=13$ мм. Поймана в р. Оби у Березова, VI—VII (?) (VI по ст. ст.). 1915 г. С. Чугунов.

3) $L_{33}=389$ ($L_0 \sim 408$); зубы желтые роговые, острые, 2) 1^2+5+1^2; между спинными плавниками находится слегка возвышающийся валик 18 мм длины, затем начинается крутой подъем 2D. Анус припух, позади него в виде валика находится низкая кожистая складка до 35 мм длиной, постепенно кзади сходящая на-нет. Поймана в р. Томи у Томска 25 (12).V. 1916 г. М. Д. Рузский (рис. 2, 3, 4).

4) $L_{33}=204{,}8$ ($L_0=215$); зубы $2/1^2+5+1^2$; $1-2D=6{,}6$ мм. Поймана в р. Томи (близ верхнего перевоза) у Томска 10.X (27.IX). 1914 г. (Получена живой через 2 дня и помещена в аквариум. Присосалась ртом к стеклянной стенке, так что зубы были прекрасно видны. К миноге поместили тонких дождевых червей и аксолотля, оставленных ею без внимания. Просчитывалось число расширений жаберной области в минуту, оказывается: 80, 79, 82, 80, набл. — Г. Э. Иоганзен.) Рис. 5а.

5) L_{28} около 267 (ок. 6 вершков ($L_0 \sim 280$). Поймана в р. Старая Обь близ Барнаула 1.VII (18.VI. ст. ст.). 1918 г. „L. planeri reissneri", Барнаульский музей, данные В. Н. Башмакова. За то, что мы имеем дело с septentrionalis, говорят: а) ее размеры, слишком крупные для kessleri, и б) время поимки, очевидно совпадающее с ее нерестом, когда минога имеет брачные изменения (в частности укорочение тела, сближение плавников), приближающие ее по внешнему виду к kessleri, за которую ее ошибочно и могли принять (=„L. planeri reissneri").

6) Сема, 1902. Барнаульский музей, по В. Н Башмакову.

На основании этих предварительных исследований отдельных экземпляров ледовитоморской миноги можно дать следующую краткую характеристику основных признаков этого вида. Верхнегубные зубы имеются у всех; верхнечелюстных всегда 2; нижнечелюстных 6—8, причем крайние всегда двураздельны (т. е. 1^2+4+1^2, 1^2+5+1^2,

---

[1] При описании принято обозначение нижнечелюстных зубов как 1^2+4+1^2 (шесть крайних двураздельны) или 6 (характер крайних не определен). 1—2 D обозначает промежуток между спинными плавниками. L_{14} — длина при измерении в 1914 г., L_{16} — в 1916 и т. д. L_0 — приблизительная длина при поимке, вычисленная прибавлением к последнему измерению 5% длины. Эта поправка введена потому, что минога принадлежит к объектам, сильно сокращающимся при лежании в консервирующих жидкостях На основании промеров миноги, добытой в 1914 г., в свежем виде (1914) и в консервированном — смесью формалина со спиртом — состоянии (1916, 1933) установлено, что ее длина соответственно была 215, 208 и 204,8 мм, т. е. минога за первые 2—3 года уменьшилась на 3,3%, а за последующие 17 лет еще на 1,5% своей первоначальной длины, а потому для восстановления первоначальных размеров миног, хранящихся в коллекции уже более 20—30 лет, нами и прибавляется 5% их современной длины (204,8+5%, или 10, 24, =215,04). Вводить эту грубую поправку правильнее, чем принимать измененные консервированием размеры. Индексы вычислялись по данным последнего измерения.

1^2+6+1^2), острые в мае и августе; нижнегубные и краевые зубы есть; внутренних боковых губных зубов с каждой стороны по три двойных; внешних боковых губных зубов нет. Спинные плавники разделены; в одном случае (май) соединяются низким валиком, иду-

Рис. 2

Рис. 3

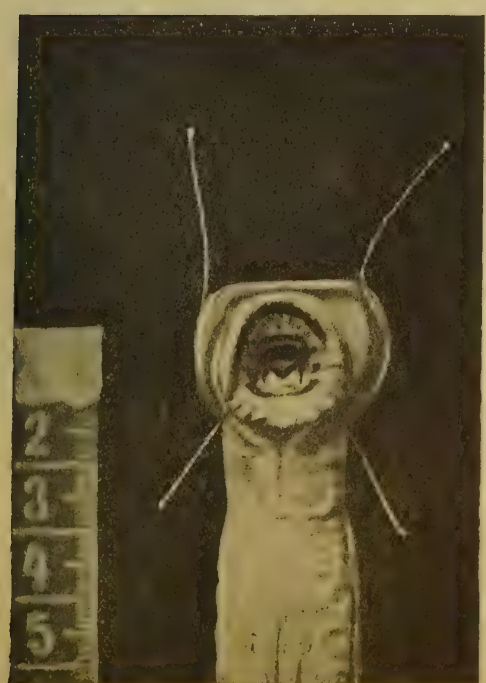


Рис. 4

Рис. 5

щим на протяжении 18 мм (брачное изменение). 2D переходит в спинную лопасть хвостового плавника без перерыва, но иногда с заметным ступенчатым понижением.

Пластические признаки, выраженные в виде отношений к длине тела и длине головы с жаберным аппаратом, приведены в табл. 2, где показан и размах их колебаний.

Таблица 2

Ведомость индексов

№ индек.	Отношения	1	2	3	4	Амплитуда
	В процентах длины тела:					
1	Длина рыла	6,2	—	6,7	5,9	5,9—6,7
2	Продольный диаметр глаза	1,5	—	1,2	2,0	1,2—2,0
3	Промежуток глаз—жаб. апп.	—	—	2,7	2,4	2,4—2,7
4	Длина головы до 1 жаб. отв.	10,5	—	10,5	10,4	10,4—10,5
5	Длина жаберного аппарата	10,2	—	9,3	8,0	8,0—10,2
6	Длина головы до 7 жаб. отв.	20,1x	—	19,8	18,2	18,2—20,1x
7	Расстояние до ноздри	6,0	—	6,6	5,3	5,3—6,6
8	Высота головы	—	—	4,6	3,7	3,7—4,6
9	Ширина лба	—	—	3,5	2,7	2,7—3,5
10	Прод. диам. закр. ротов. щели	—	—	6,3	5,4	5,4—6,3
11	Длина тушки от 1 жаб. отв.	—	—	89,8	90,5	89,8—90,5
11а	„ „ „ 7 „ „	—	—	80,6	82,5	80,6—82,5
12	Наибольшая высота тела	—	—	5,5	4,6	4,6—5,5
13	Наибольшая толщина тела	—	—	4,3	3,8	3,8—4,3
14	Охват тела	—	—	15,9	13,7	13,7—15,9
15	Антедорз. расстояние (до 1 D)	50,1	50,9	49,2	46,2	46,2—50,9
16	Расстояние до ануса	—	—	70,5	68,4	68,4—70,5
17	Длина 1 D	14,2	—	14,6	15,5	14,2—15,5
18	Промежуток 1—2 D	5,9	4,7	(4,9)	3,2	3,2—5,9
19	Длина 2 D	(18,5)	—	25,2	24,7	(18,5)—25,2
20	Длина сп. части С.	(13,0)	—	11,7	11,7	11,7—(13,0)
20а	Длина 2 D + сп. части С.	31,5	—	36,9	36,4	31,5—36,9
21	Длина А	—	—	—	0	0 —
22	Расстояние от ануса до конца С	27,8	—	28,9	31,2	27,8—31,2
	В процентах длины головы с жаберным аппаратом					
23	Длина рыла	30,8	—	34,0	32,1	30,8—34,0
24	Продольн. диаметр глаза	7,7	—	6,1	10,7	6,1—10,7
25	Промежуток глаз — жаб. апп.	—	—	13,8	13,4	13,4—13,8
26	Длина головы до 1 жаб. отв.	52,3	—	53,1	57,0	52,3—57,0
27	Длина жаберного аппарата	50,8	—	40,9	43,6	40,9—50,8
28	Расстояние до ноздри	30,0	—	33,5	29,1	29,1—33,5
29	Высота головы	—	—	23,0	20,3	20,3—23,0
30	Ширина лба	—	—	17,7	15,0	15,0—17,7
31	Продольн. диам. закрытого рта	—	—	31,7	29,4	29,4—31,7

Биологические особенности

В бассейне Оби ледовитоморская минога распространена от верховьев (выше Барнаула) до Обской губы включительно. Особенно часто встречается она не на самой Оби, а в ее более мелких притоках — Томи, Туре, Тавде и др. Самые низовые, известные до сего времени места поимок—это Обская губа (Берг, 1931), устье Оби у острова Пуйко (Варпаховский, 1897) и остров Находка, Тазовской губы (Юданов, 1928). В последнем списке рыб, встреченных в Карском море (Есипов, 1933), где отмечены соленоводные, проходные, полупроходные и пресноводные рыбы, минога не указывается.

Последнее может быть следствием трудности поймать миногу в открытых водах (относительно морской жизни других миног также ничего неизвестно).

При просмотре дат заловов ледовитоморской миноги видно, что взрослые формы встречаются в пределах бассейна Оби в V, VI, VII, VIII и X. Есть некоторые данные о нахождении здесь миног и в зимние месяцы.

Нерестовая миграция ледовитоморской миноги, выражающаяся в ее ходе по Оби из низовьев в выше расположенные участки, имеет свои особенности. У невской миноги вход в реку продолжается с июля и в течение всей осени и зимы, имея максимум в IX и X, когда минога подходит отдельными, особенно густыми косяками (Иванова-Берг, 1932); ход волжской миноги начинается в конце IX и продолжается до конца XII, с максимумом в X — XI (Правдин, 1913); на Амуре и других реках также наблюдается растянутый ход, но имеющий определенные кратковременные интенсивные периоды.

Причину периодичности массового хода миноги для Волги (Правдин 1913) видит в том, „что минога из глубин моря подходит к устьям волжских рукавов огромной массой и при благоприятных для нее условиях, т. е. когда в реках при повышенном уровне значительно быстрое течение, входит в реки, не дробясь на мелкие косяки, а при условиях неблагоприятных минога свой ход совершает обособившимися от общего косяка стаями". Скорость хода волжской миноги в низовьях Волги равна в среднем 10 км в сутки[1].

Характерной особенностью хода ледовитоморской миноги является отсутствие в бассейне Оби его массовости. Это является очевидно результатом действия целого комплекса причин, из которых главнейшими будут общая видовая маломощность, большая протяженность миграционного пути и наличие зимнего замора реки Оби.

Можно ли считать речную дельту с ее отдельными рукавами фактором, обусловливающим интенсивный ход миноги в реке вследствие ее концентрации при неблагоприятных условиях входа в предустьевом пространстве (см. приведенную выше цитату из Правдина). Рассмотрение низовьев рек (например Амура и др.), характеризующихся также массовым и кратковременным ходом миноги, говорит против этого предположения. Поэтому отсутствие интенсивного нерестового хода ледовитоморской миноги в бассейне Оби лежит не в наличии эстуария, могущего „облегчить" непрерывный вход в реку, а в других причинах и прежде всего в моломощности миножного стада (об этом подробнее ниже).

Достоверных сведений о начале входа ледовитоморской миноги в р. Обь не имеется. Возможно, что он, как и у других проходных миног, продолжается с июля до поздней осени.

---

[1] Скорость передвижения миноги экспериментально, путем мечения, определена пока только в низовьях Волги. По Каврайскому (1913) скорость суточного хода миноги в дельте, т. е. в начале миграционного пути, колеблется от 1,8 до 18,6 верст, составляя в среднем 10 км. Эта цифра может быть получена, если проследить развитие массового промысла миноги по мере продвижения основного косяка вверх по Волге до Саратова (Правдин, 1913). Скорость течения реки различна в разное время (наибольшая в половодье) и в разных участках (уменьшается к низовьям), поэтому скорость передвижения рыб в реке не одинакова в разных участках, а обратно пропорциональна скорости встречного течения, т. е. уменьшается к верховьям (см. о кете у Пентегова (1928). Не имея сравнительных данных по скоростям течения Оби для различных участков, пользуемся в каче тве грубой ориентировки относительно скорости хода миноги средней цифрой 10 км в сутки.

Имеются наблюдения (сообщение Б. Г. Чаликова), что в октябре миноги появляются у Тобольска. Учитывая расстояние от Обдорска (1 000—1 100 км), на покрытие которого миногам нужно около $3^1/_2$ месяцев (105 дней), придем к заключению, что они должны были начать свой вход в Обь в начале июля. На это время как раз падает конец „вонзя", т. е. весеннего подъема рыб, в районе Обдорска (Варпаховский, 1902). Можно допустить, что эти миноги на следующую весну нерестятся где-нибудь на притоках Иртыша и Тобола. Медленный подъем миног сопровождается остановками для отдыха, на что указывают наблюдавшиеся у Тобольска случаи присасывания их к сваям (сообщения В. Г. Чаликова), опускаемым в воду предметам, например кожам (Словцов, 1892) и т. п.

Протяженность миграционного пути ледовитоморской миноги достигает в бассейне Оби не менее 2 500—3 000 км, считая от границы внезаморной области (проходит по последним данным Юданова, 1933, в Обской губе, между Новым Портом и Малым Каменным) до Томска — Барнаула. Имея в виду эту удаленность нестерилищ, для достижения которых минога должна потратить минимум 300 дней непрерывного и форсированного хода, мы должны будем допустить, что этот ход не всегда заканчивается в течение одной зимы, а иногда продолжается полтора года.

Если мы допускали возможность для рановходящих (вонзевых) миног прохождения всего нерестового пути в течение одной зимы, то для других, позднее идущих миног, более вероятно второе предположение. При этом необходимо учитывать влияние замора Оби. Вонзевые миноги, поднимающиеся зимой по Иртышу, не имеют препятствий для своего подъема в виде ядовитой заморной воды.

Интересны опыты Ивлева (Ivlev, 1931) о влиянии заморной воды на продолжительность жизни в ней обских рыб. Им установлено, что минога в сравнении с чебаком, окунем, ершом и щиповкой выживала в заморной воде в 7—10 раз дольше (живя в аквариуме 21 час при содержании O_2 в 0,42 мг/л в момент гибели, тогда как остальные рыбы жили всего 1—3 часа и гибли при значительно более высоком содержании кислорода). Несмотря на эту выносливость миног есть целый ряд указаний, что они избегают заморной обской воды. Поэтому нужно считать, что ход миноги в заморной зоне зимой замедляется или прекращается и потому затягивается в общем до полутора лет.

На то, что минога избегает заморных участков, указывают следующие наблюдения. В бассейне Таза с появлением замора Юданов (1928) наблюдал концентрирование миног в низовой, незаморной области губы. В октябре во время ледостава наблюдается появление миног в низовых, также незаморных притоках Оби. Зарегистрировано их вхождение в р. Большеатлымскую (южная часть Березовского района, сообщение Б. Г. Чаликова) в р. Сыню (Юданов, 1932) и др. Эти миноги являются поздно вошедшими в Обь, но неизвестно, проводят ли они в притоках всю зиму или только часть ее.

На самой заморной Оби зимой минога встречается редко. Значительно чаще попадаются в это время миноги у „живцов" (Борисов, 1932), куда устремляется с заморной Оби и остальная рыба. В. С. Чепурнов сообщает, что ему доставлен зимой экземпляр взрослой ледовитоморской миноги из района Каргаска (Нарымский край), но остается не выясненным, поймана ли она в заморной воде или у живцов.

Таким образом мысль о полуторагодовой продолжительности нерестевой миграции ледовитоморской миноги в бассейне Оби косвенно

подтверждается: 1) отсутствием массового хода и, напротив, разрозненностью его, 2) отдаленностью нерестилищ, так что ход прерывается остановками на отдых, и 3) своеобразностью Оби, выражающейся в наличии зимой замора, который нарушает правильность зимнего хода, заставляя миног отстаиваться на незаморных участках.

Массовые нерестовые и другие миграции животных обычно очень кратковременны, что и вполне понятно. Растянутость периода миграции во времени делает ее количественно бедной и менее заметной для наблюдения. Это и служит одной из причин редкости заловов одиночными экземплярами ледовитоморской миноги в бассейне Оби, что необходимо иметь в виду при оценке возможностей организации здесь миножного промысла.

По характеру питания взрослые миноги являются преимущественно паразитами: присасываются к телу рыб, пробуравливают своими острыми роговыми зубами кожу жертвы и высасывают ее соки. Иногда их пищевой рацион изменяется. В кишечнике волжской миноги находили остатки водорослей (Берг, 1932); в пришедшей из моря невской миноге кишечник оказывался иногда набитым икрой ряпушки (Иванова-Берг, 1932), но это все повидимому исключения.

Паразитизм миног нужно считать основным видом их питания во взрослой стадии. На это указывают и совершенно особое, специализированное устройство ротового аппарата в виде присасывательной воронки и наличие в ротовой полости миног специальных желез (Иванова-Берг, 1930), секрет которых препятствует свертыванию высасываемой из жертвы крови и т. д.

Питание проходных миног по их образу жизни в стадии imago происходит почти исключительно в море; из этого правила известны лишь единичные исключения.

Принимая возможность полуторагодового хода ледовитоморской миноги в Оби, мы должны допустить, что ее питание не прекращается сразу же по входе в реку. О питании миног судят обычно по тем следам их ротового диска, которые они оставляют на теле своих жертв. На жаберных крышках пришедших с моря дальневосточных лососей (Солдатов, 1912) „нередко находят овальной формы знаки“, „представляющие не что иное, как следы ротового круга морской миноги“ (стр. 186).

Подобные следы на рыбах в Оби неизвестны, что является следствием как малочисленности здесь миног, так и отсутствия в бассейне Оби собственно проходных рыб, обитающих в Северном Полярном море[1].

Частично питание миног происходит в Обской и Тазовской губе; для последней Юданов (1928) указывает случай нахождения следов от присасывания миног на крупных рыбах и заловы щокура (Coregonus nasus) с присосавшимися к нему миногами.

Иногда же питание происходит повидимому и в реке Оби, о чем позволяют судить острые зубы миног. Например экземпляр из р. Туры от 2.VIII длиной 340 мм, который пойман присосавшимся к чебаку (слишком большой для только что превратившегося). Он является очевидно идущим на нерест (иначе нужно допустить, что посленерестовой гибели нет и что минога начинает питаться вновь). Это тем более вероятно, что взрослые миноги имеют несколько

---

[1] О миноге из Печоры Солдатов (1924) говорит: „судя по знакам ее присосок на жабрах семги и омуля, количество ее в солоноватых водах Печорской бухты должно быть значительно“ (стр. 16—17).

большие размеры: миноги из Иртыша, Тобола и Туры, указываемые Бергом (1931, 7), имели длину от 355 до 430 мм. Наличие некоторого питания ледовитоморской миноги в пределах реки является по нашему мнению, одной из особенностей, связанных с продолжительностью ее миграции. В качестве ненормального явления речное питание известно и для невской миноги.

В некоторых [случаях присасывание миног к рыбам имеет целью повидимому не питание, а транспортировку или представляет собой условный рефлекс[1] (случаи присасывания миног с тупыми зубами, когда они не могут питаться паразитически, например указанные Каврайским (1897) присасывание миног осенью к лососям в Куре и др.].

О нересте миног в Оби неизвестно ничего. Надо думать, что икрометание совершается не на сомой Оби, а на ее притоках, напр. Томи, где и поймано большинство известных экземпляров. Томская майская минога длиной 408 мм с острыми зубами и начинающими соединяться спинными плавниками является видимо преднерестовой. Небольшой барнаульский экземпляр (280 мм) пойман 1. VII (?)—очевидно перед самым нерестом и имеет поэтому укороченное на 25% тело (полная первоначальная длина его в 373 мм будет таким образом нормальной для взрослого экземпляра).

О метаморфозе личинок и скате молодых миножек по реке также пока ничего определенного сказать нельзя. Заловы пескороек в Томи (см. ниже) свидетельствуют о нахождении миноги в личиночной стадии вблизи нерестилищ. Осенний томский экземпляр (10.X) длиной 215 мм кажется нам недавно превратившимся (минувшим летом). Такого размера минога повидимому и начинает скатываться вниз. Июньская минога из Березова длиной 289 мм должна быть на год старше предыдущей. Возможно, что скат, сопровождающийся питанием, продолжается всю зиму и следующее лето.

Неодновременный вход в Обь, раздробленная первая зимовка (в многочисленных незаморных низовых притоках и частично на самой Оби), медленный дальнейший подъем с частичным питанием в реке как следствие продолжительности нерестовой миграции, разбивают косячность хода миноги в бассейне Оби и делают его малозаметным.

Гипотеза западного происхождения

Исключительно интересной является картина современного распространения ледовитоморской миноги, в частности „прерванность" ее географического ареала. Интерес представляет не самый факт разорванности распространения, известный и для других наземных и водных обитателей, но его особенности.

Прежде всего характерно, что форма якобы восточного (тихоокеанского) происхождения водится в наибольших количествах на западной границе своего ареала. Там она имеет и промысловое значение, восточнее же Оби отсутствует. Во-вторых, интересно именно количественно убывающее распространение ее на восток, причину чего несомненно необходимо искать в происхождении ледовитоморской миноги.

Наибольшее промысловое значение минога имеет (а следовательно можно говорить о нахождении там ее современного видового центра)

---

[1] Захват пищи как рефлекс отмечается и для проходных лососей, имеющих во время нерестового хода суженный пищевод, не позволяющий проглатывать схваченные предметы (Мейснер, 1933, 1934, стр. 72).

и в реках бассейна Белого моря; на восток по мере уменьшения ее видовой мощности сокращается и промысел.

Из восточной части беломорского бассейна минога имеет промысловое значение в Онеге (Берг, 1931); сохраняет еще значение в среднем течении Северной Двины (Аверинцев, 1923; Арнольд, 1928). В Печоре ее промысла уже нет, хотя минога и водится еще в заметных количествах (Борисов, 1923, Солдатов, 1924). По Солдатову „минога мало известна на Печоре. Промысел ее не производится, и попадается она лишь случайно. О ее массовом ходе все же отдельным рыбакам известно", „количество ее в солоноватых водах Печорской бухты должно быть значительно" (стр. 16).

В бассейне Оби, как мы видели, миноги немного. В Енисее и дальше на восток ее „повидимому нет" (Берг, 1932). Исаченко (1912), указывает для Енисея L. fluviatilis japonica, но приводит размеры 3 экземпляров (187,8; 153,8; 177,3 мм), которые позволяют отнести их к L. japonica kessleri.

Оставляя в стороне оценку указанный относительно нахождения экземпляров L. fluviatilis japonica в реках восточной Сибири (Исаченко, 1912; Есипов, 1923; Борисов, 1928 и др.), основанные на критериях старой систематики миноговых, которые Берг считает относящимися к L. jap. kessleri, мы должны будем констатировать увеличивающуюся видовую мощность ледовитоморской миноги в направлении с востока на запад. Следовательно анализом генезиса данного вида нужно объяснить указанные особенности его современного распространения.

Берг, считая ледовитоморскую миногу подвидом японской (тихоокеанской), тем самым указывает на ее японское или восточное происхождение. Оно обосновывается только морфологическим сходством тихоокеанской и ледовитоморской форм. С другой стороны, указанные особенности современного распространения ледовитоморской миноги не находят объяснения в этой гипотезе ее восточного происхождения, но делаются понятными, если встать на противоположную точку зрения и принять генетическую связь ледовитоморской миноги с европейской.

Для оценки правильности того или другого взгляда необходимо вкратце остановиться на отдельных положениях указанных гипотез.

Обоснованием точки зрения японского происхождения ледовитоморской миноги служит только тождественное зубное вооружение ротовой воронки L. japonica и septentrionalis. Остаются необъясненными причины разорванности ареала (вымирание вида в реках северо-восточной Сибири[1] и повышенная численность представителей вида на крайнем западе.

Гипотеза западного происхождения septentrionalis, менее обоснованная с морфологической стороны, хорошо увязывается с вопросами биологии вида и его современного распространения в ледовитоморском бассейне. Учитывая охарактеризованные в первой части нашей работы видовые различия европейских миног, мы должны будем при оценке видовых черт отдать предпочтение биологическим признакам перед морфологическими.

---

[1] Объяснение отсутствия ледовитоморской миноги в восточной Сибири истреблением ее там во времена оледенения явно недостаточно. Ведь тогда там должна была исчезнуть и другая, мелкая сибирская минога, сейчас широко распространенная на востоке. А между тем для вторичного заселения края (реставрации фауны) активная проходная ледовитоморская минога имела больше шансов, чем мелкая сибирская.

Посмотрим же, насколько велико морфологическое различие ледовитоморской и европейской проходных миног и сколь существенны эти признаки для систематики.

Главные признаки	septentrionalis	fluviatilis
Средние внутренние боковые губные зубы	2—раздельны	3 (4)—раздельны
Нижнегубные зубы	Имеются	Отсутствуют

Если иметь в виду значительное вариирование морфологических признаков, свойственное вообще всем миногам, то это различие не окажется столь существенным. Оно установлено Бергом после того, как им были просмотрены тысячи экземпляров европейской миноги, количество же исследованных ледовитоморских миног определяется единицами, но уже сейчас найдены среди последних исключения из этого правила. Колебание морфологических признаков среди миног бывает настолько значительным, что они могут приобретать даже признаки другого рода.

Берг (1932) отмечает экземпляр ледовитоморской миноги с 3 верхнечелюстными зубами, что служит главнейшей отличительной особенностью североамериканских миног рода Enthosphenus (то же известно и для L. japonica kessleri). Это доказывает наличие у миног значительной изменчивости морфологических признаков, в общем не многообразных, что не позволяет считать их абсолютными критериями в вопросах систематики.

Больше того, Берг (1932) указывает ледовитоморских миног б е з н и ж н е г у б н ы х з у б о в. Он объясняет это не как результаты генетического единства septentrionalis и fluviatilis, а как следствие возможной гибридизации этих двух видов, так как в послетретичное время было соединение Балтийского и белого морей.

Другой признак—двураздельность средних внутренних боковых губных зубов—ледовитоморской миноги остается пока непоколебимым, нам думается, только вследствие недостаточной изученности этого вида. Кроме того он не является характерным для миног восточного центра, так например венгерская (L. danfordi) и украинская (L. mariae) миноги имеют двураздельные средние боковые зубы и нижнегубные (отсутствующие у L. fluviatilis и L. planeri).

Приобретение признаков японской миноги могло происходить независимо (полифилитически) или в результате длительного влияния на septentrionalis шедшей ей навстречу с востока kessleri, так как можно полагать, что прежде произошло разобщение septentrionalis и fluviatilis.

Европейская и ледовитоморская миноги в результате независимого дальнейшего развития под влиянием различных естественно-исторических условий все более отклонялись от своего общего предка.

Такие признаки, как наличие особых щетинковых внешнегубных зубов у венгерской, украинской и манчжурской миног (каковые признаки нужно считать равнозначными по их систематическому значению с остальными зубами), которые отсутствуют у всех других представителей рода Lampetra по свидетельству Берга (1928), не указывают на бывшее прежде сплошное распространение этих миног, а возникли независимо.

При видовых различиях миног, как это можно видеть из сопоставления хотя бы L. fluviatilis и L. planeri, имеющих сходное зубное вооружение, большое значение имеют общие размеры тела—его аб-

солютная длина. По своей величине среди всех миног выделяются размером тихоокеанские проходные (L. japonica). Ледовитоморские, напротив, совершенно не характеризуются гигантизмом и в отношении размеров полностью совпадают с невскими (L. fluviatilis).

Мы видим таким образом, что и с точки зрения морфологических признаков ледовитоморской и европейской миног нет достаточно обоснованных данных, противоречащих взгляду их близкого родства.

Существовавшее в послетретичное время соединение Балтийского и Беломорского бассейнов и соприкосновение современных ареалов распространения fluviatilis и septentrionalis как бы прямо указывают на их генетическое единство. Дальнейшее разобщение морей и изолированное развитие этих миног в разных условиях способствовали образованию морфологических различий.

Бассейн Белого моря, который нужно рассматривать как первоначальную родину ледовитоморской миноги, и служит местом современной концентрации основного контингента миножного стада. Из этого очага происходит постепенное расселение вида на восток, сопровождающееся естественным уменьшением мощности стада (числа представителей) именно в этом направлении.

Можно предположить, что это завоевание акватории происходит постепенно и скачкообразно. После того как миножное стадо достигает известной предельной плотности, представители его в поисках нагульных участков удаляются в прибрежные области Северного полярного моря все далее на восток. Удаление миног от берегов на север нужно исключить вследствие биологической малопригодности этой части бассейна для круглоротых.

Из этих участков для икрометания миноги возвращались первоначально в свои западные реки. Найдя в дальнейшем более восточно расположенный водоем, пригодный по своим условиям для целей размножения, часть миног окончательно закреплялась на этом форпосте. Когда затем мощность вида превышала и в данном месте оптимальную концентрацию, происходило дальнейшее, сперва постепенное, расселение миног в восточном направлении, закреплявшееся „скачком"—завоеванием нового подходящего речного бассейна.

Отсутствие ледовитоморских миног в Восточной Сибири (если это имеет место) или их малочисленность там можно рассматривать как результат малопригодности для них Обского бассейна (замор и пр.), „перешагнуть" через который они еще не успели. Будь условия Оби более благоприятными, миножное стадо скорее достигло бы здесь своей предельной плотности, вслед за которой наступила бы колонизация ими следующих речных бассейнов Восточной Сибири.

Отмеченная выше разрозненность хода миноги, ослабленного ее общей видовой маломощностью в бассейне Оби, и является причиной ее редких заловов здесь.

Все вышесказанное (неустойчивость морфологических признаков всех миног, одинаковые размеры septentrionalis и fluviatilis, неразрывность ареалов их распространения, тяготение центра биомассы ледовитоморской миноги к западу и пр.) приводит к заключению о родстве ледовитоморской миноги не с тихоокеанской, а с европейской. Поэтому мы должны будем называть ледовитоморскую миногу Lampetra fluviatilis septentrionalis Berg.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аникин В. П. 1905. Изв. Томск. ун-та.—2. Аверинцев С. 1923. Рыбное хозяйство. IV.—3. Арнольд И. Н. 1928. Рыбные промысла нашего севера. ГИЗ.—4. Берг Л. С. 1928. Труды III Всесоюзного съезда зоологов.—5. Берг Л. С. 1931. Ежегодн. Зоолог. музея Ак. наук СССР.—6. Берг Л. С. 1932. Рыбы пресных вод

СССР и сопредельных стран, т. I.—7. Борисов П. 1923, Рыбное хозяйство, IV.—8. Борисов П. 1928, Тр. Якутск. комиссии Ак. наук.—9. Дулькейт Г. Д., 1924, Изв. Томск. ун-та, т. 75.—10. Есипов В. 1923. Рыбное хозяйство, IV.—11. Есипов В. 1933 Arctica, № 1.—12. Исаченко В. Л. 1912. Материалы по исследованию Екисея, VI.—13. Иванова-Берг М. М. 1929. Изв. отд. прикладной ихтиологии, IX, 3.—14. Иванова-Берг М. М. 1930. Живая природа, № 4.—15. Иванова-Берг М. М., 1931. Zool. Anzeiger, Bd. 96.—16. Иванова-Берг М. М. 1932. Изв. отд. прикладной ихтиологии. XIV.—17. Jvlev V. 1931. Zool. Anzeid, Bd. 96.—18. Каврайский Ф. 1897. Лососевые Кавказа, СПБ.—19. Каврайский Ф. 1913. Тр. Астрах. ихтиологической лаборатории, II, 6.—20. Киселевич К. А. 1927. Изв. Астрах. ихтиологической лаборатории.—21. Мейснер В. И. 1933. Промысловая ихтиология. Снабтехиздат.—22. Пентегов Б. П. 928, Изв. Тихоокеанской научно-промысловой станции.—23. Правдин И. Ф. 1913. Тр. Астрах. ихтиологической лаборатории. II. 6.—24. Рузский М. Д. 1916, Изв. Томского ун-та, т. 65.—25. Рузский М. Д. 1920. Изв. ин-та исслед. Сибири, 26.—Словцов И. Я. 1892. Позвон. Тюменского окр. и их распространение. Материалы к позн. фауны России. 1.—27. Солдатов В. К. 1912. Рыбные промысла Дальнего Востока, VII.—28. Солдатов. 1924. Тр. северной экспедиции, 17. 29.—Юданов. 19.8. Газовские районные научно-промысловые исследования Сибири, А.-4.—30. Юданов. 1932. Работы Обь-Иртышской рыбной станции—31. Варпаховский. 1897. Ежегодн. Зоологического музея Ак. наук., II.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XIV 1935 г. ВЫП. 2

К ПОЗНАНИЮ ЭКОЛОГИИ РАЗМНОЖЕНИЯ

3. РЕЗУЛЬТАТЫ РАБОТ 1932 г.

С. А. Северцов

Лаборатория зоологии позвоночных Научно-исследовательского института зоологии Московского государственного университета

ВВЕДЕНИЕ

В настоящей статье излагаются результаты исследований по биологии размножения глухаря и тетерева в Башкирском государственном заповеднике летом 1932 г.

Изучение биологии размножения Tetraonidae в заповеднике производилось в 1930 и 1931 гг. В 1932 г. Институтом зоологии и Башкирским государственным заповедником была организована новая экспедиция в составе автора, Н. А. Зворыкина и 3 проаспирантов Института зоологии МГУ; задачи исследования и в этом году остались прежние.

Полевые работы велись с 25 июня до конца октября. Учет выводков глухарей и тетеревов с лягавыми собаками закончился в сентябре и был выполнен С. А. Северцовым и Н. А. Зворыкиным, но биологические наблюдения продолжались до 20 октября. Отчет экспедиции объемом в 6 печатных листов содержит: 1) поквартальное описание Аргазинского и Южноузянского участков заповедника с точки зрения пригодности для обитания дичи, 2) биологические наблюдения, 3) описание станций глухарей и тетеревов летом в условиях Южного Урала, наконец 4) обработку статистического материала и построение кривой убыли птенцов за летний период. Эта часть представляет наибольший интерес, так как нам удалось подтвердить выводы, полученные в 1931 г. на большом материале, и показать, что убыль действительно идет по отрицательной экспоненциальной кривой или в убывающей геометрической прогрессии.

Подготовляя работу к печати, мы однако опустили детальное описание лесных кварталов, так как оно нужно только для лиц, предполагающих работать в заповеднике, и не представляет интереса для более широкого круга читателей.

Прежде чем переходить к изложению результатов работ экспедиции, я считаю своим приятным долгом высказать благодарность администрации института и заповедника, в особенности директору заповедника М. Ю. Ядгарову за его чрезвычайно внимательное отношение к нуждам экспедиции, заботу о продовольствии и средствах передвижения в трудных условиях 1932 г.; затем зоологу заповедника А. А. Герке, организовавшему наблюдения местонахождения и величины выводков через стражу заповедника; ботанику запо-

ведника Т. Л. Дервиз, описавшей растительность некоторых интересных для нас станций; наконец Н. А. Зворыкину, огромный охотничий опыт которого, наблюдательность и знание привычек птиц в высокой мере способствовали успеху работы.

Распределение боровой дичи и станции глухаря и тетерева в заповеднике

Необходимость в кратчайший срок найти большое количество птицы при очень ограниченных средствах заставляли обратить особое внимание на методику ее отыскания. В статье 1932 г. я намечал довольно сложный метод учета выводков: счетчики числом в 5—6 человек должны были передвигаться цепью параллельно друг другу, руководя поиском собак. Цепь должна была двигаться по направлению к просекам, на которых предполагалось выставлять дозорных из числа стражи заповедника.

Я надеялся таким образом произвести полный учет не только пернатой, но и четвероногой дичи; но к сожалению за недостатком подготовленного персонала и стражи этот метод применить не удалось. Обход кварталов заповедника пешком, как я делал в прежние годы, был слишком медлен, и в 1932 г. учет производился по способу, предложенному Зворыкиным. Мы объезжали лес на лошадях. Первоначально во избежание переутомления собак их также предполагалось везти на телеге, спуская только в местах, которые по своему характеру обещали присутствие дичи, но благодаря выносливости Весты, немецкой лягавой, с которой я работал и в прошлые поездки, оказалось возможным обследовать непрерывно всю ленту дороги. Когда собака делала стойку, мы подходили и подсчитывали выводок. В местах, богатых дичью, производился обход местности пешком с двумя собаками. Оказалось, что лесные не слишком торные дороги в утренние и вечерние часы являются привлекательным местом для выводков и взрослых глухарей. Повидимому они собирают на ней камешки, ловят насекомых. Таким образом обследование лесных дороги представляло известные выгоды. Осенью, когда глухари перешли на осину и лиственницу, мы делали пешие экскурсии в соответствующих станциях, наконец применяли на некоторых полянах метод наблюдения с неподвижных постов. Свои переезды мы старались регулировать так, чтобы в утренние и вечерние часы находиться в богатых дичью кварталах леса.

В результате нам удалось значительно повысить число найденной птицы сравнительно с прежними годами, доведя число особей до 1877. Однако это не является полным числом боровой дичи, заселяющей заповедник, так как, желая выяснить кривую убыли молодняка, мы больше времени посвящали угодьям, где держатся выводки, а угодья взрослой птицы обследовали менее детально. Часть выводков осталась незамеченной нами, но, судя по количеству дичи, можно думать, что главная масса птицы все же попала на учет.

Самый способ обследования поставил нас перед необходимостью более или менее уверенного опознавания места, заселенного выводком или холостой птицей, по характеру растительности и рельефа местности. Естественно, что на необлесившихся гарях, гребнях гор, поросших редкими соснами и лиственницами, глухарей и тетеревов нет. Но и в местах, на первый взгляд подходящих для птицы, она распределена неравномерно. В некоторых кварталах наблюдалась значительная концентрация птицы, в других они встречались споради-

чески, и один выводок от другого находился на значительном расстоянии. Очевидно это распределение зависит от некоторых особенностей, которыми обладают занятые птицами участки и которые надо было выяснить.

Будь в нашем распоряжении достаточно сил, чтобы применить упомянутый выше метод учета, мы могли бы меньше считаться с особенностями распределения дичи, и выяснение станции глухаря и тетерева явилось бы конечным результатом исследования, мы же принуждены были в первую очередь заняться выяснением станции, пользуясь теми представлениями о ней, которые у нас имелись, и уточняя их в процессе работы. К концу лета у нас сложилось достаточно точное представление об особенностях участков, в которых следует искать выводки или взрослых птиц, и мы сделали попытку описать станцию глухаря и тетерева. Выснилось, что станция обычно охватывает несколько растительных ассоциаций, причем имеет значение не только рельеф местности как таковой и как фактор, определяющий растительность, но и ряд моментов, зависящих от случайных обстоятельств, например возраста леса, особенностей рубок прошлых лет. Если имеется налицо известный комплекс условий, существенных для глухаря, то даже такой бросающийся в глаза момент, как господствующая лесная порода, имеет второстепенное значение.

Попытка более подробно охарактеризовать станцию глухаря и тетерева на Южном Урале имеет теоретический и практический интерес, так как при точном знании станции можно будет более уверенно подходить к оценке угодий при работах по охотоустройству. Если определять количество птиц на единицу площади механически, не принимая во внимание станции, легко сделать ошибку. Зная же станцию и располагая хорошими планами лесонасаждения, правильно оценить угодья значительно легче.

Общая характеристика заповедника

Башкирский государственный заповедник находится под 53° 26″ северной широты и 27° 8″ восточной долготы на границе Абзелиловского и Бурзянского районов Башкирии. Отсылая читателя к статьям (1 и 2) 1932 г., где мы довольно подробно описывали рельеф, растительность и животный мир заповедника, мы в настоящей статье ограничимся самым необходимым.

Заповедник лежит в горной части Южного Урала в верховьях реки Южный Узян, притока р. Белой.

Западная часть заповедника занимает более высокие и обрывистые горные хребты, сложенные девонскими кристаллическими сланцами. Высота гор в этом месте достигает 700 м. Наиболее высокие горы безлесны и покрыты степной растительностью. Более низкие заняты сосново-лиственничными лесами. Эти породы по вырубкам заменены березой. Восточная часть заповедника лежит на главном Уральском хребте (Урал-Тау), который в этой части достигает всего 400—450 м и сложен менее твердыми сланцевыми породами, предопределяющими более мягкие формы рельефа. Урал-Тау покрыт преимущественно березовыми лесами с примесью сосны, лиственницы здесь очень мало. Благодаря сильным вырубкам прошлых лет первобытный характер лесов заповедника изменился. Поскольку вырубались более ценные хвойные породы, многие участки, некогда занятые сосной и лиственницей, заросли березой, но повидимому значительные площади уральской части заповедника заняты и первичным березовым насаждением. Березовые леса уральской части заповедника меньше

вырублены, и есть площади старого леса, тогда как в восточной преобладают хвойные и березовые молодняки. Повидимому границы между восточной и западной частью заповедника совпадают с указанной Крашенинниковым (1927) для Южного Урала границей зоны сосново-лиственничных лесов с лугово-степной растительностью в зоне высоких и крутых хребтов Крака и березовых лесов с лугово-степной растительностью, занимающих область более низких цепей восточных склонов Уральской горной системы.

Разница между хвойной и лиственной частями заповедника настолько велика, что при лесоустройстве 1929 г. были выделены два хозяйства: западное хвойное (сосна и лиственница) и восточное лиственное, с березой как главной породой и осиной как второстепенной. Восточная часть значительно богаче дичью, чем западная, которая помимо менее подходящих природных условий испорчена лесными пожарами и рубками.

Охотничьи угодья, в которых держится боровая дичь

Рассмотрение станций глухарей и тетеревов мы начнем с описания угодий, в которых надо их искать. Основным типом леса, с которым связаны глухарь и тетерев, является березняк с примесью сосны, со злаковым травяным покровом с примесью костяники и других широколиственных трав подлеска. Мы называли эти угодья березовым редколесьем обычного типа. С одной стороны, к этим редколесьям приближаются более молодые и плотные насаждения, в которых не держатся выводки, но которые дают убежище холостым самкам и петухам, с другой стороны,—еще более изреженные насаждения, иногда примыкающие к полянам, иногда переходящие опять в густой лес.

Эти участки мы выделили под названием паркового редколесья, так как общий облик их напоминает парк. Кроме того дичь встречалась в смешанных насаждениях, состоящих из березы с примесью сосны и осины, и наконец в насаждениях с преобладанием сосны. Приводимые ниже описания не являются описанием растительных сообществ или типов леса, а скорее характеристикой ландшафта станции глухаря и тетерева, участков леса, в которых в 8 случаях из 10 можно найти дичь.

Редколесья обычного типа

Обычной станцией глухариных выводков являются березовые леса подвинувшегося возраста, примерно от 30 лет и выше, т. е. менее сомкнутые. Деревья отстоят на 10—15 м одно от другого. Плотность насаждения можно охарактеризовать баллом 5 или 6. Лес состоит из чистой березы или березы с примесью сосны. Подлесок отсутствует, а если и встречается, то незначительный и состоит из мелкого березняка или реже сосенника.

Такие леса светлы, потому что насаждения образуют высокоствольные белые с отпавшими на значительном протяжении ствола сучьями березы. Травяной покров состоит преимущественно из достаточно высокого, чтобы скрыть птицу на сидке, вейника, а местами папоротника. Редколесья обычного типа развиты на пологих склонах, и в зависимости от почвы и солнечного освещения в них встречаются ягодники—земляника, клубника, костяника.

Лес обычно делается редким к гриве; внизу склона, где проходят дороги, он гуще, часто к березе примешивается до 50% сосны. В таких редколесьях, простирающихся на значительные пространства, выводки глухарей придерживаются участков с определенным волнистым рельефом, лотками и впадинами, пререзающими ровный склон. Волнистый рельеф имеет двоякое значение. Он улучшает кормовые условия участка, с лотком обычно связано некоторое изреживание леса, образование освещаемых солнцем прогалов и пятен. На этих пятнах неизбежно изменяется травяной покров и увеличивается разнообразие видов и числа насекомых. Второе значение лотков, разделенных холмами в том, что они создают заслоны, которыми пользуется птица, улетая от человека или хищника. Наконец на участке, занятом птицей, необходимо наличие значительного количества валежных, сломанных деревьев и пней. Рассыпающиеся в труху валежины некогда господствовавших в лесу лиственниц и сосен нередко заменяют птице песчаную ванну, а гнилые пни и колоды привлекают глухаря обилием насекомых и их личинок. Кроме того глухари любят вскочить на пень или наклоненный ствол, чтобы почистить перья и оглядеться вокруг.

Парковый тип березового редколесья

В некоторых местах, обычно на пологих скатах у подножья гор, березовые редколесья обычного типа переходят в угодья, называемые нами редколесьем паркового типа. Площадь этих редколесий всегда невелика и занимает от 3 до 6 га. Иногда они граничат с открытыми сенокосными полянами, иногда со всех сторон окружены более плотным, густым, преимущественно березовым лесом. В некоторых случаях к березе примешиваются сосна и осина. Парковое редколесье составляет любимую станцию глухариного выводка. Оно состоит из деревьев возраста выше среднего, по большей части старых (5—6-го класса возраста) с сильно развитой кроной. Некоторые ветви очень толсты, тянутся горизонтально невысоко над землей и дают причудливые изгибы. Гибкие конечности ветвей свисают к земле. Некоторые более приземистые березы отличаются густой и низкой кроной, которая создает около дерева затенение. В травяном покрове доминирует вейник, промежутки между его кустиками служат как бы проходами для птиц. Ежегодно отмирающая прошлогодняя трава образует настил ветоши, покрывающий почву толстым гигроскопическим слоем. Костяничника в таких местах мало, но нередко встречается земляника.

Садовые поляны

Третьим типом угодий, где почти всегда можно найти глухариные выводки, являются угодья, названные нами садовыми полянами.

Эти поляны имеют иной травяной покров, чем редколесья, где основным типом является вейник. На садовых полянах растут преимущественно луговые травы. Ранним летом они покрыты цветами. На поляне травяной покров должен быть умеренной густоты и не слишком высок (25—35 см). По соломинам злаков ползает много кузнечиков, солнечный свет и обилие насекомых привлекают сюда глухариные выводки. Характерный облик садовым полянам придают старые хорошие сосны и березы, расположенные одиночками или группами по 2—5 деревьев вместе. Обычно одно из них отличается своей величиной и мощностью. Одно дерево от другого или группа от группы находятся на расстоянии нескольких десятков шагов.

Садовые поляны бывают расположены по соседству с обширными сенокосными полянами или же со всех сторон окружены сплошным лесом. На них или в соседстве с ними всегда можно найти выводок, но станцию выводка они составляют не самостоятельно, а совокупно с редколесьем обычного типа.

В 12-м квартале был очень характерный случай. Там имеется весьма типичная и живописная поляна садового типа с высоким и густым прекрасным травяным покровом. Посередине стоят старые одиночные сосны, вокруг разбросаны поодиночке и группами старые развесистые березы. Учитывая размеры поляны, мы ждали несколько выводков глухарей, но нашли только один. Обследование леса вокруг поляны объяснило причину малого количества птицы. Оказалось, что одной стороной поляна прилегает к гари и отделена от нее только узкой полосой древесной растительности, с другой стороны находятся молодые 20—25-летние березняки, которые не дают удобного места для выводка. Н. А. Зворыкин очень образно заметил, что здесь есть только столовая, но нет других необходимых помещений, поэтому несмотря на прекрасную обширную площадь для кормежки здесь нашлось место только для одного выводка.

Характер травостоя важен для многих моментов в жизни птицы. Состав пищи, как показывает просмотр желудков глухарей и тетеревов, летом составляют насекомые, ягоды, семена трав и верхние, более нежные кончики растений. Кроме того они нуждаются в камешках, которыми наполняют мускулистый желудок. В густой и высокой траве птенцам труднее пробираться, они запутываются в ней, особенно при подъеме на крыло, и выводки избегают мест со слишком высокой травой. Насекомые обильнее на солнечных осветленных местах. Ягоды также встречаются на более открытых полянках и прогалинах леса. В тенистых местах они вызревают позже, чем на открытых местах, но в жаркое лето на солнцепеках земляника часто выгорает. Птица не любит сильной росы и ненастья, роса смачивает перья, так же как и дождь. Поэтому наиболее выгодный травяной покров должен обладать рядом особенностей. Он не должен быть сплошным, но состоять из отделенных друг от друга промежутками кустиков. Между этими кустиками птица, особенно молодые птенцы, может пробираться относительно свободно, не путаясь ногами в траве и не слишком промачивая перья на росе или после дождя. Очень важным для птицы моментом является слой прошлогодней ветоши, в которую впитывается влага, причем поверхностный слой быстро проветривается. Благодаря этому в сырую погоду поверхность, по которой бродит птица, оказывается сравнительно сухой. Относительно высокие кустики злаковых трав, не стесняя движений, закрывают птенца от хищников. Но в этом отношении трава может заменяться кустарником или молодым подростом. Осветленность леса благоприятна для жизни насекомых и для развития клубники или земляники. Но эта же осветленность находится в известном антагонизме с требованиями птицы к защищенности местности от врагов и ненастья. Чем лес гуще и тенистее, чем выше трава, тем легче птице укрыться от хищников, но в то же время тенистый лес сырее и в нем меньше корма.

Поэтому максимум удобства для птицы представляют участки, на которых древесная растительность состоит из более или менее старых, ширококронных, с низко опускающимися ветвями деревьев, расположенных довольно далеко друг от друга. Между деревьями размещаются купы кустарников или подроста, разделенные промежутком с неособенно высоким злаковым травяным покровом. Участки

с подобной растительностью должны обладать развитым микрорельефом—долочками и мелкими всхолмлениями по склонам долин. Выше мы указывали значение рельефа для спасения от опасности и для улучшения кормовых условий. Здесь же отметим еще одно обстоятельство. Травостой в западинах и всхолмлениях различается даже не столько по видовому составу, сколько по развитию растений. Благодаря этому птица в зависимости от погоды или времени дня может выбирать место для кормежки, в сырую погоду и ранним утром она держится на взлобках, где раньше сходит роса, позже переходит в ложки, где дольше держится прохлада. Важно, что при развитом микрорельефе птица не должна далеко перемещаться и это представляет для нее несомненную выгоду.

Станции петухов

Петухи, ведущие уединенный образ жизни, предпочитают участки с более сомкнутым древостоем, чем редколесья, в которых держатся выводки, и притом занимающие сравнительно значительные площади. В местах, где надо искать глухарей, травяной покров состоит преимущественно из вейника, но в некоторых участках доминируют аконит или заросли папоротника. Мелкая волнистость рельефа обычно отсутствует, но через некоторые, иногда значительные промежутки ровный горный склон прерывается крутыми спусками или довольно глубокими впадинами. В этих впадинах трава значительно выше и развит подлесок. Необходимым условием как и для выводков, является наличие валежных деревьев. Помимо валежника в таких местах встречается значительное количество березовых пней разной высоты и полусваленных ветром высокоствольных берез, которые создают затененность и поперечные заслоны.

Станции петухов в березовых лесах отличаются следовательно от редколесья обычного типа, в которых держатся глухариные выводки, большей затененностью, однообразием, отсутствием полян и более густой и высокой травянистой растительностью.

Сказать определенно, где надо искать глухарей в этих угодьях, трудно. Они встречаются днем около вышеупомянутых западин с густой растительностью и по склону недалеко от более крутых скатов; иногда старого петуха утром можно видеть на дорожке близ поляны, но, будь то березовое насаждение с сосной или осинник, он выбирает более глухие участки леса.

Осиновый лес

Под осиновым лесом подразумевается не сплошная большая площадь, занятая исключительно этой породой (таких площадей в Башкирском государственном заповеднике нет), а осиновые участки, группы осинника и часто встречающиеся отдельные деревья по хребтам и склонам гор, по которым наряду с осиной растет и береза.

Осиновые участки представляют собой по плотности насаждения редколесья „обычного типа“, без подлеска, с негустым травяным покровом. Такие участки расположены обыкновенно на склонах, но встречаются и на гривах. Осиновые площади отличаются как бы некоторой мглистостью, создаваемой ровной затененностью, цветом стволов, часто просвечивающим темным настилом прошлогоднего прелого листа на земле и полусвалившимися деревьями. Группы осин встречаются и на прогалах между березами как по склонам, так и по гривам.

На прогалах обычно мы найдем довольно высокий травянистый покров. Глухари держатся более глухих осиновых насаждений летом, а осенью, когда лист начнет краснеть, вылетают в осинники на кормежку. Кормятся они на более крупных деревьях с хорошо развитыми кронами, несколько выступающими над общим уровнем леса, или растущих в редколесье и на опушке поляны.

Сосновые взгорья

Эти угодья характеризуются средневозрастной сосной по пологим, а иногда и довольно крутым горам. Почвенный покров здесь неглубок, и нередко плитняк выступает на поверхности. Степень сомкнутости насаждения приблизительно равна сомкнутости березового редколесья обычного типа. Деревья в этих угодьях представляют собой не толстые, но прямые, довольно высокие экземпляры, на значительном протяжении ствола лишенные сучьев. Вследствие лесных пожаров пни и большинство сосновых стволов у основания опалены и дают на фоне леса черные пятна. В этой обстановке глухарь с его темной окраской менее заметен, чем в насаждениях иных типов, несмотря на сравнительно редкий травяной покров и отсутствие подлеска и кустарников.

В травяном покрове обычно доминирует вейник с примесью костяники, но местами встречается земляника. Иногда вейник заменяется папоротником. Поздней осенью и зимой глухари питаются сосновой хвоей, но до конца ноября они оставались примерно в тех же местах, где мы находили их летом: в тех же березовых лесах с примесью сосны или в чистых сосняках, описанных выше. Таким образом станция старых глухарей самцов отличается от станции выводкоз довольно сильно. Петухов мы находили в более глухих местах и в более молодом и потому менее изреженном березово-сосновом лесу и в осинниках с высоким травяным покровом. Глухари любят места, где есть колоды павших деревьев, обгорелые, торчащие из травы пни, но старые петухи попадаются в ивняково-черемуховых крепях на болотистых полянах по берегам ручьев. Петух хорошо бегает и летает, хотя летом и избегает подниматься на крыло, поэтому радиус действия у него больше, чем у выводка. Он держится на ночлеге или во время дневного отдыха в одном месте, но на кормежку отправляется в другое, часто довольно далеко отстоящее и менее укрытое место. Н. А. Зворыкин считает, что глухарь прекрасно знает местность и угодья, в которых может найти пищу в данное время года, и этим объясняется часто малая кормность района, где его можно встретить днем. Утром и вечером глухари попадаются на лесных дорожках и по опушкам изредка. Мне приходилось находить глухарей и в ольшанике с примесью ивняка, густо перевитом высокой травянистой растительностью. Заросль бывает настолько густой, что однажды преследуемая собакой птица два раза пыталась и не могла взлететь. В траве под кустами были протоптаны настоящие дорожки и проходы. В августе и начале сентября на заре можно наблюдать, как старые петухи из крепей идут по земле кормиться на лиственницы или в осинник.

Можно было подметить, что глухари выбирали для кормежки деревья достаточно ветвистые, представляющие больше удобства для присаживания крупной птицы, а не садились на любое дерево.

Угодья холостых глухарок

Угодья, где можно найти холостых глухарок, менее определенны, чем угодья маток с выводками и старых петухов. Они носят как бы

промежуточный характер. Холостых самок как и выводки, можно встретить в редколесье обычного и паркового типа около полян и прогалов на участках с более густой и высокой травой и подлеском или в более густых, плотных древесных насаждениях, которых выводки избегают. В то же время они попадаются и в больших массивах сплошного леса, в которых держатся старые петухи.

Станция неполовозрелых, еще не приступивших к спариванию глухарок является переходной между станцией выводков и станцией взрослой птицы. Часто в одних местах попадаются и молодые петухи и неполовозрелые глухарки. Отличие станции объясняется, с одной стороны, тем, что у холостой птицы раньше, чем у маток с выводками, начинается линька, с другой стороны,—тем, что они спасаются от опасности, затаиваясь, а не взлетают на дерево, как молодые птенцы,—следовательно нуждаются в более густом насаждении.

Площади смешанного характера

Угодья этого типа встречаются нечасто и представляют собой площади, покрытые лесом разных пород, с значительным количеством уцелевших от прежних рубок крупных экземпляров. В общем березовая порода является основной, к ней примешиваются сосна, осина, реже лиственницы, в долинах речек и ручьев и по заболоченным склонам развиты заросли черемухи и ива, на более сухих склонах в подлеске встречается рябина.

Березовые или смешанные насаждения бывают разной плотности, занимают сравнительно небольшие участки и чередуются с прогалами или небольшими полянами, иногда на этих полянах имеются кусты ивы или отдельные крупные деревья. Характер участка меняется на небольших пространствах. Рядом с березняком с злаковым травяным покровом лежат болотистые луговины с соответствующей травяной растительностью. Затем идет участок сосны. Описываемый тип угодий не отличается волнистостью и представляет собой довольно ровные пространства с более или менее пологими скатами к низине или к ручью. Встречающиеся в долинах или на ровных участках группы ивовых кустов создают своего рода крепи. На площадях смешанного типа нередки участки средневозрастного и молодого осинника. Негустой подлесок в виде молодняка березы, сосны, лиственницы или осины часто дополняет древесную растительность угодий.

Валежины и наклонные сломанные деревья на описываемых площадях встречаются, но их не так много.

Таким образом смешанные угодья представляют собой комплекс очень разнообразных участков, занимающих каждый небольшую площадь. Эти угодья не богаты дичью, но в соответствующих пятнах дают убежище выводкам тетеревов и глухарей, холостым глухаркам и старым петухам.

Тетерева

Угодья тетеревиных выводков менее разнообразны, чем угодья глухарей. В условиях Башкирского заповедника они держатся около полян и в парковом редколесье. Их станция сближается со станцией глухарей, но все же тетеревиные выводки живут около больших безлесных пространств, а на полянах садового типа и среди сплошного леса не встречаются.

Угодья, которые мы назвали редколесьями паркового типа, всегда почти заселены обоими видами, но глухарь держится более тенистых частей, тетерев напольнее, около больших сенокосных полян, где в прежние годы стояли башкирские коши. Для отыскания тетеревиного выводка следует руководиться характером опушки, выбирая участки, где старые деревья, окруженные подростом, выбегают на поляну группами, а затем одиночками и опушка не представляется ровно обрезанной. На полянах растут луговые травы, доставляющие корм тетереву; проходя между высокими кустиками злаков, образующие сплошные дерновины и закрывающие птицу, или под прикрытием подроста и кустарника, они постепенно от дерева к дереву переходят на поляну и всегда могут укрыться под низко нависающими ветвями от пернатого хищника или взлететь на это дерево, если подкрадется лисица или хорек. В дождь выводки укрываются у корней одиночно стоящих густокронных берез, где их не мочит, а как только дождь пройдет и ветер сдует капли с кустов и травы, птенцы, не намокая, отыскивают корм, ступая по прошлогодней ветоши. В участках, где все эти моменты имеются налицо, мы всегда найдем тетеревиный выводок. В 120-м квартале заповедника есть большая, полого спускающаяся к ручьям, протекающим у основания склона, поляна. Ручьи сходятся под углом и сливаются в речку. Водоток окаймлен мелким олешником, местами кустами ивы. От ручьев тянется чистая луговина, выше появляются сначала единичные старые березы и сосны, затем группы деревьев. Дальше насаждение густеет, становится сомкнутым, местами появляется подлесок, а на гриве березняк переходит в осиновое редколесье. В одно дождливое утро мы решили обследовать местность с собакой и без труда на склоне нашли несколько тетеревиных выводков, которые прятались от ненастья у корня одиночных ширококронных берез.

Выше по склону, где древесная растительность была гуще, трава выше, появились кустарники и более высокие травы, найдены были косачи. В осиннике же попался старый глухарь. Вне заповедника, где горы переходят в сибирскую низменность, около села Абзелилова леса сильно вырублены, старых деревьев почти нет, но тетерев многочислен и держится в больших количествах в мелких березовых колках, разбросанных среди степи. В этих местах выводки держатся в очень густых березовых молодняках с высокой травой около речек. Но в заповеднике, где условия меньше изменены человеком, можно подметить, что станция тетеревиных выводков приурочивается к разнотравным полянам с не слишком высокой и густой травой, и смежным с высокоствольным лесом.

Местопребывание старых самцов-тетеревов, как пишет и Мензбир, охарактеризовать очень трудно. Обычно это густой молодой лес по долинам поблизости от воды, дающий хорошее укрытие линяющему косачу. Мензбир пишет, что близость воды является единственным постоянным условием, определяющим его местопребывание. Мы часто находили их по нескольку штук в сыром кочкарнике с высокой осокой. Н. А. Зворыкин высказал на мой взгляд весьма вероятное предположение, что линяющая птица любит прохладную влажную землю между кочками, и те же кочки, поросшие осокой, дают косачу хорошее укрытие от хищников. Мы уже указывали, что в Узянском заповеднике очень мало ягодников. Черника и брусника встречаются редко и почти не плодоносят, имеется в сравнительно небольшом количестве земляника, поспевающая в начале лета, и костяника —

в конце лета. Поэтому основным кормом молодежи являются насекомые, нежные части травяных растений и семена их.

Некоторые особенности в привычках птицы на Южном Урале

Так как насекомые обильнее на открытых местах, птица кормится на освещенных солнцем полянках и прогалинках. Особенности режима питания в Узянском заповеднике приводят к несколько необычным привычкам птицы. Обращает на себя внимание, что молодые выводки как тетерева, так и глухаря на кормежку выходят не в 7—8 часов утра, а в 10—11, т. е. в значительно более позднее время, чем в средней России, и остаются на кормежке значительно позже. Мы заставали выводки на кормежке, правда, в облачный день, в 2 часа пополудни. Ясно, что время кормежки связано с временем наибольшей активности насекомых.

Во время кормежки тетерева обычно заходят на открытые поляны довольно далеко от опушки, и птенцы скрываются только травой. Если для тетерева кормежка на открытых полянах не представляется слишком необычной, то нахождение на них глухаря, птицы по преимуществу лесной, представляется чем-то особенным и указывает на большую гибкость биологии этой птицы. В конце июля, в августе нам приходилось находить выводки глухарей разного возраста в 400—500 м от опушки. В урочище Юмбед мы нашли довольно много выводков на парующих полях и на залежи далеко от опушки и в позднее время дня. В зобу убитого глухаренка преобладали кузнечики, кобылки, мелкие виды муравьев и гусениц, т. е. насекомые открытого луга. Растительной пищи было еще мало. Позже, в конце августа, в сентябре, когда выводки подросли, они держались больше в лесу и реже попадались на открытых полянах. В зобах преобладали растения, и насекомых стало меньше, к травам подмешивались ягоды костяники. Начиная с конца августа, повидимому на большие открытые поляны выходят только те глухариные выводки, которые вывелись в парковых редколесьях, рядом с этими полянами. Те же птицы, которые вывелись в других кварталах, далеко от кошевых полян, оставались на своих местах, к осени осинники сделались постоянным местом кормежки петухов. Поскольку осинники в заповеднике разбросаны во многих местах, особой передвижки птицы на большие пространства не наблюдалось. Осиновый лист не был исключительным кормом глухаря, петухи иногда попадались на ягодниках.

В западной части заповедника, где больше лиственницы, а осины мало, глухари стали щипать хвою лиственницы одновременно с вылетом на осину. Первыми перешли на осину и лиственницу старики, молодые начали посещать ее позднее. Как было уже отмечено в работах 1930/31 г., глухарь кормился зеленой хвоей этого дерева и избегал желтой, тронутой морозом. Это было особенно заметно в октябре; когда уже выпал снег, глухарей можно было более или менее уверенно найти на кормежке на деревьях, сохранивших зеленую хвою.

По мере того как таких деревьев становилось меньше, в зобах вместо лиственничной хвои, ягод, плодов фиалки и других растений стали появляться сосновые иглы. Очень характерный зоб был найден у глухаря, убитого 9 октября: он был набит наполовину хвоей лиственницы, наполовину сосны. У всех убитых после этого глухарей в зобу преобладали сосновые иголки. Около 20 октября, когда уже выпал снег и были силь-

ные заморозки не только по утрам, но и днем, и глухарь перешел к зимнему образу жизни. Никакой передвижки глухарей в заповеднике не было замечено. Я находил выводки, правда, уже разбившиеся, на тех же местах, где видел их в сентябре и в августе. Отсутствие передвижки объясняется конечно характером смешанного сосново-березово-лиственничного леса. При таком составе лесонасаждения глухарям не было надобности в передвижении, поскольку они находили корм в тех же местах, где и вывелись, и должны были только перемещаться на разные деревья в одном и том же насаждении. Самки повидимому держались отдельно от молодых самцов, так как мне случалось находить как группы самок, так и группы самцов отдельно друг от друга и самцы повидимому принадлежали к нескольким выводкам и сходились во время кормежки. Такую стайку самцов, перелетавших по одному направлению, я видел 23 октября в долине Анкыза. А. А. Герке в октябре видел до 15 глухарей самцов и самок на небольшом пространстве вырубки.

Тетерева в это время держались смешанными стаями по опушкам полян.

Не все поляны ими были заселены, большие стаи были замечены на поляне около Кулгунинских кошей и на поляне 121-го квартала. На них сконцентрировались птицы из окружающих кварталов. Концентрация повидимому объясняется характером леса. Березовые сережки, составляющие главный корм тетерева поздней осенью и зимой, обильны на деревьях относительно зрелых и притом с развесистой кроной, т. е. выросших не в сомкнутых насаждениях или в насаждениях, уже разредившихся с возрастом; при прочих равных условиях тетерева скучиваются именно в таких участках. В степной полосе, близ деревни Козмашевой и около Абзелилова, где много тетеревов, они держались в октябре еще и в мелких березняках, в которых жили летом. Перелетают ли птицы оттуда в лесную зону к заповеднику, мне самому не пришлось наблюдать, но некоторые охотники говорили, что тетерева зимой передвигаются в леса на склонах Уральского хребта.

Изучение местности, в которой живут глухари и тетерева, приводит нас к ряду соображений, которые до сих пор не были отчетливо высказаны в литературе. Разбирая моменты, определяющие местопребывание птицы, мы нашли, что каждый занятый участок обладает сложным комплексом особенностей, обеспечивающих добычу корма в разную погоду и разное время года, а также достаточную защиту от хищников и ненастья. Все моменты должны быть сконцентрированы на известном участке, величина которого определяется радиусом действий птицы. Мы отмечали выше, говоря о смешанных угодьях, что выводки, холостые глухарки и взрослые петухи занимают пятна, соответствующие их биологии, указывали, что наличия места для жировки еще недостаточно для того, чтобы птица поселилась на данной садовой поляне, так как рядом должно быть место для отдыха днем и ночью; за недостатком удобных для этого мест, рядом на поляне может и не оказаться птиц. Далее мы обращали внимание на спорадичность распределения выводков и взрослых птиц в редколесьях обычного типа. Все эти наблюдения заставляют нас выдвинуть понятие индивидуального ареала, или индивидуальной площади обитания. Точные размеры этой площади для глухаря и тетерева установить еще трудно. Повидимому для летнего выводка она не превосходит 2—3 га, для позднего осеннего выводка увеличивается до 5—6. За пределы этой территории выводок не выходит. Территория, занятая взрослой особью этих видов, летом тоже невелика и едва ли больше террито-

рии выводка. После линьки она увеличивается. Ее размеры зависят не столько от способности птицы к перемещениям, сколько от расстояния между местом кормежки и местом дневного и ночного убежища.

Индивидуальная площадь обитания

Понятие индивидуальной площади обитания этимологически ближе всего подходит к понятию Wohnraum немецких зоологов. Но термином Wohnraum обозначают станцию данного вида — комплекс природных условий, причем площадь, занятая станцией, в данное понятие не входит. Она может быть велика и мала, на ней может жить много особей или одна. Станция — это более или менее однородный участок ландшафта, пригодный для обитания данного вида. Это видно и из применения статистических методов определения станции: местность, на которой данный вид представлен наиболее густым населением, очевидно отвечает его требованиям и может быть признана характерной для него станцией. Если статистический метод легко применим и дает результаты для насекомых или мелких птиц, то для более крупных животных его применение встречает значительные препятствия. Препятствия эти зависят не только от меньшей численности крупных животных, но и от того, что их индивидуальный ареал часто достигает значительной величины, складывается из разнообразных неоднородных участков ландшафта, и нужно углубленное биологическое исследование, чтобы установить, какие комбинации элементов ландшафта необходимы для его обитания.

Индивидуальная площадь обитания соединяет понятие станции, т. е. комплекса условий внешней среды, необходимых для существования данного вида, с понятием некоторой минимальной площади, на которой единичная особь или семья, живущая общей жизнью в данный период годового цикла, находит все необходимое для своего существования. Если участок, на котором сконцентрирован весь комплекс условий внешней среды, слишком мал, то и одна особь не сможет в ней прожить. Если он достаточно велик, то на нем может жить несколько особей, не стесняя друг друга, мы будем иметь несколько смежных индивидуальных площадей обитания.

В литературе можно найти указания на существование таких индивидуальных площадей обитания у многих видов, особенно у тех, которые ведут оседлый образ жизни и не заходят на участки, занятые своими сородичами. Площадь индивидуальных участков для разных видов неодинакова.

Так, в интересном сообщении Дергунова, 1923, стр. 21) мы читаем, что внимательное обследование Сокольнической рощи под Москвой группой юных натуралистов зимой 1922 г. показало, что на площади 450 га жили 62 оседлых дятла. Всю зиму они придерживались определенных, очень небольших районов, питаясь почти исключительно семенами сосны. В конце апреля образовались пары (всего 19 пар), которые и изгнали лишних дятлов. К осени молодые, а может быть и прикочевавшие из других мест, пишет Дергунов, увеличивали общую численность популяции до 50—60 особей.

Автор таким образом устанавливает, что зимой дятлы живут на небольших индивидуальных участках и не выходят за их пределы, хотя ничто повидимому тому не препятствует.

Другой пример дает работа Дулькейта по учету соболей на острове Большой Шантар на Дальнем Востоке. Путем повторных выслеживаний определялась площадь охотничьего участка каждого

соболя и место его постоянного пребывания — дом. (Г. Д. Дулькейт, 1929).

Участок каждого соболя наносился на карту, и таким путем определялись общая площадь, занятая соболем, и общее число зверей.

Неоднократно описывались охотничьи участки хищников, и иногда определялись размеры такого участка. Пидопличка определял радиус облета сов, анализируя погадки этих птиц. Он нашел, что если река, близ которой держались водяные землеройки, находилась ближе километра к дуплу, в котором сова днюет, то в погадках встречались землеройки, а если дальше, то не встречались. Это дает примерный радиус охотничьего участка совы. Для крупных хищных птиц—соколов, ястребов—известно, что они имеют индивидуальный охотничий участок, в который не пускают соперников. Для некоторых насекомоядных птиц было найдено, что птенцы в день получают более 300 кормлений. Это одно определяет, что охотничий район вокруг гнезда должен быть невелик и весьма обилен насекомыми. Иначе птицы не успевали бы доставить птенцам достаточное количество корма. Таким образом в литературе мы имеем подходы к понятию индивидуальной площади обитания, но, насколько известно, это понятие не выдвигалось как специальная проблема экологического исследования. В понятии охотничьего участка преобладает момент питания, момент несомненно чрезвычайно важный в биологии всякого животного, но не единственный, между тем участок, в котором оно обитает, должен удовлетворять многим другим потребностям, например защиты от врагов или непогоды, и если какая-нибудь из этих потребностей не может быть на нем удовлетворена, то он останется незаселенным. Предлагая термин площадь индивидуального обитания, мы имели в виду выдвинуть понятие участка территории, отвечающего всем потребностям особи в данный отрезок возрастного или годичного цикла жизни как с точки зрения условий внешней среды (станция), так и с точки зрения размеров участка, обеспечивающего существование особи данного вида.

Конкретизировать это понятие для многих видов трудно уже потому, что мы не обладаем достаточными знаниями и почти не имеем материала для сравнения. Характерные черты индивидуальной площади обитания, как мы уже указывали, легче всего установить для оседлых, одиночно живущих птиц и зверей.

В интересной книге проф. Кашкарова „Среда и сообщество“ указано, что в борьбе за существование борьба за территорию выявляется в острейшей форме. Все способности птиц в период размножения направляются на то, чтобы „изолироваться“, что является первой ступенью в процессе размножения. В зависимости от вида птиц изоляция ограничивается несколькими футами у чаек или несколькими квадратными милями у крупных хищников. Это завоевание территории необходимо для того, чтобы иметь охотничье поле, достаточное для снабжения птенцов пищей. Здесь совершенно очевидно, что понятие индивидуальной площади обитания не проанализировано и потому получается сопоставление несравнимых величин. Очевидно несколько квадратных футов, занимаемых чайкой в колонии, не равноценны охотничьему участку хищника, так как не являются охотничьим участком этой птицы, а лишь местом для гнезда, площадь которого эквивалентна может быть тому дереву, на котором хищник вьет свое гнездо. Охотничий участок чайки находится от гнезда на известном расстоянии и делится ею с другими чайками колонии. Участок, занятый гнездовьем чаек, должен обладать особен-

ностями, отличными от условий гнездованья других птиц, питающихся тем же кормом, что и чайки. Если мы вспомним, что чайки гнездятся на земле, а бакланы на деревьях, нам будет ясно, что там, где нет соответствующих условий, обеспечивающих бозопасность птенцов и взрослых (деревья для бакланов и низменные безлесные острова на берегах Черного моря, где находятся большие колонии чаек), эти виды гнездиться не будут, хотя охотничьи участки их могут или могли бы совпадать.

Из приведенных примеров видно, что индивидуальный ареал стадных и колониальных видов представляет ряд своеобразий. Так как индивидуальные ареалы отдельных особей как бы налегают друг на друга, то повидимому для этих форм надо говорить об общем ареале колонии или стада, который конечно не сводится к сумме индивидуальных ареалов, составляющих колонию особей.

Еще больше трудностей возникает при установлении индивидуального ареала кочующих животных и перелетных птиц. Очевидно, что территория, на которой кочует стадо северных оленей, и лента пролетного пути, связывающая гнездовья и зимовки перелетной птицы, ничего общего с понятием индивидуального ареала или ареала стада не имеют. Но в то же время кочующее стадо северных оленей или стая перелетных гусей придерживается определенных станций, обеспечивающих достаточное количество корма и безопасность. Перелетные гуси останавливаются на водоемах определенного типа и кормятся на полях. Можно описать места, где держатся на пролете вальдшнепы и т. д., следовательно и для пролетных птиц и кочующих зверей можно говорить об индивидуальном ареале или ареале стада, обеспечивающем потребности особей в течение суточного цикла, а часто и более длительных промежутков времени, во время остановок.

Очень трудным вопросом представляется определение величины индивидуальной площади обитания и тех моментов, от которых она зависит. Для разных видов она несомненно различна и повидимому изменяется в связи с возрастом животного. Отчасти индивидуальная площадь обитания определяется способностью животного передвигаться в поисках корма и плотностью населения у видов, служащих животному пищей, но этот вопрос представляет большую сложность. По Челищеву выводки волков держатся друг от друга не ближе 10 км, хотя известно, что волки способны проходить гораздо большие расстояния. Поэ Сетон-Томпсону семьи мелких американских оленей (Odocileus) держатся очень небольшой площади, требуя густой чащи, поляны для кормежки и источника воды; если эти условия имеются, то они передвигаются очень мало, и в лесу их обитает большое количество. Мне самому пришлось заметить при количественном учете кабанов в Кавказском заповеднике, что зимой отдельные гурты—самки с молодыми или живущие одиночками и по два самцы держатся определенных, сравнительно небольших участков. В долине реки Малчепы следы редко переходили с одного бугра склона на другой. На каждом бугре была своя отдельная заросль рододендрона, в которой мы находили их лежки, от этой заросли следы шли в буковый лес на жировку и возвращались обратно в заросль, служившую им убежищем.

Величина индивидуальной площади обитания связана, с одной стороны, со способностью животного передвигаться, с другой стороны, с распределением на местности существенных для него элементов ландшафта. В настоящее время мы можем только наметить пути разрешения этого вопроса. Размеры индивидуального ареала определяются не абсолютной подвижностью животного и не абсолютным

расстоянием между точками, где оно может удовлетворить свои потребности, но частотой и последовательностью их удовлетворения в течение некоторого ограниченного времени.

Мы указывали, что волки могут пробегать в поисках за добычей очень большие расстояния, но если эту добычу надо доставить к гнезду, то радиус их набродов уменьшается. Волк после еды нуждается в питье, следовательно водопой должен быть в недалеком расстоянии от места кормежки и убежища, в котором он проводит день, а это убежище должно обладать определенным характером растительности. И мы видим, что волки днюют обычно в зарослях около болот и оттуда совершают свои набеги. Для таких пустынных форм, как дикие верблюды, куланы, которые реже нуждаются в водопое, пастбища могут находиться на значительном расстоянии от источников, и они их посещают даже не каждый день. По всей вероятности в местности, богатой дичью, пернатые хищники облетают меньшую территорию, чем в местности, бедной ею. Чтобы они жили постоянно или увеличивалось количество хищников, заселяющих эту местность, нужно, чтобы в ней имелись не только достаточное количество пищи, но и старые деревья, на которых они могли бы вить гнезда или присаживаться для просиживания зоба. Словом, индивидуальный ареал определяется сложным комплексом условий, из которых мы указали лишь некоторые. Выделение его может быть сделано только путем специального изучения биологии многих видов. Нам представляется однако, что изучение это оправдывается теоретической и практической важностью проблем, с ним связанных. Все вопросы емкости территории для того или другого вида, нормальной и избыточной плотности населения и т. д. упираются в проблему индивидуального ареала, его размеров и качества и распределения этих ареалов на территории, занятой видом.

Убыль птенцов в летний период жизни

Переходя к вопросу об убыли тетеревиных и глухариных выводков за летний период наблюдений, т. е. к наиболее интересной проблеме, которой была занята экспедиция, мы должны начать с некоторых предварительных замечаний.

Всего было зарегистрировано экспедицией 106 выводков глухарей и 114 выводков тетеревов; к числу глухариных выводков надо прибавить 69 выводков, зарегистрированных стражей заповедника. Всего следовательно мы располагаем 175 глухариными выводками, давшими в общей сложности 1180 взрослых самок. Это число относительно велико и могло бы считаться вполне достаточным для выведения надежной средней летнего числа птенцов в выводке, но если распределить его на все время наблюдений, то оно оказывается не слишком большим, хотя и позволяет сказать, что убыль птенцов подчинена определенной закономерности, которая выражается отрицательной экспоненциальной кривой.

Нанося величину выводков на оси координат, причем на абсциссе откладывается время нахождения выводка, а по ординате—величина его, мы получаем возможность наглядно представить результат работы во времени. Было желательно объединить наблюдения экспедиции и стражи, но при этом возник вопрос о доброкачественности наблюдений стражи. Сопоставление цифр численности выводков, указанных стражей, и чисел, найденных нами непосредственно, показывают, что ими можно пользоваться. Лесники-башкиры достаточно наблюдательны

чтобы точно пересчитать взлетевших птиц. В большинстве случаев удавалось выяснить время и место сделанного наблюдения. В некоторых случаях лесник объяснял, что пересчитал выводок, когда он переходил дорожку, но таких случаев естественно было мало. Главная масса наблюдений сделана при вылете птицы, вспугнутой лесником, который случайно на нее наткнулся. При таких случайных встречах, если нет собаки, есть опасность упустить из вида 1—2 птенцов, затаившихся в траве или кустах. Однако как раз при случайной встрече с птицей днем, а именно таковыми были встречи лесников, выводок залегает кучно и поднимается весь сразу, так что вероятность затаивания птицы очень невелика. При отыскивании выводка с собакой в часы утренней и вечерней кормежки птенцы часто расходятся и, когда выводок бежит перед собакой, необходимо обратить внимание на то, чтобы место было достаточно надежно обыскано после подъема выводка, о чем мы всегда заботились. Учитывая условия наблюдения стражей, я считаю возможным объединить выводки, зарегистрированные экспедицией и замеченные лесниками вместе. При всяких наблюдениях есть известная вероятность ошибки, и в дальнейшем очевидно придется так или иначе оценивать эту вероятность. Но в настоящее время число наблюдений еще недостаточно, чтобы оценить математически точность наблюдений. Наибольшие трудности представляет учет малочисленных выводков. Нет сомнения, что в некоторых выводках вся молодежь погибает нацело и самка ходит одна, у других остаются при матке 1—2 птенца. Гибель птенцов происходит от ненастья, пожара, т. е. стихийных бедствий, когда погибают кладки яиц или очень молодые выводки, как мы наблюдали в 1930 г., когда масса птенцов погибла от мороза, или в результате постепенного истребления птенцов хищниками. Повидимому полное уничтожение выводка хищником случается относительно редко, но все же встречается. В таких случаях небезразлично для хода кривой, потеряла ли глухарка весь свой выводок весной или он был постепенно истреблен в течение первых одного-двух месяцев хищниками. Кроме этого возможно принять старую глухарку, которая потеряла выводок весной или ранним летом, за холостую, еще не гнездившуюся птицу по второму-третьему году. Конечно у тетеревов, у которых самка гнездится в годовалом возрасте, последняя ошибка отпадает. Когда при матке поднимается один птенец, всегда есть подозрение, что другие отбились, что выводок кто-нибудь распугал и матка собрала только часть птенцов. Здесь может помочь только внимательное наблюдение за поведением матки во время вылета и другими обстоятельствами нахождения выводка. Если матка вылетела без квохтанья или снялась с дерева, а при ней был найден только один птенец, то надо думать, что кто-то вспугнул птиц. Матка уже дала сигнал тревоги, птенцы затаились, а матка с дерева наблюдает за нарушителем спокойствия. Но если матка поднялась с земли и заквохтала, то это указывает, что она поднялась именно от наблюдателя или его собаки. Многое можно конечно сказать, наблюдая поиск собаки. Мы отмечали выше, что станция холостых самок отличается от станции самок с выводками, и хотя по недостатку наблюдений еще трудно утверждать уверенно, но я склоняюсь к мысли, что матки, потерявшие птенцов, остаются на станции выводка и не переселяются в станции холостой птицы. Таким образом в сомнительных случаях условия, при которых найдена птица, позволяют сделать более или менее надежное определение численности выводка. Опасность ошибки и недоучета выводка возрастает ближе к осени, когда петушки начинают дальше отходить от матери, тогда как самки

держатся при ней. Здесь может помочь более детальное обследование местности, и часто удается петушков, поднятых на некотором расстоянии от матки с самками, как будто независимых от них, причислить к тому же выводку. Мы пытались определить относительное число самцов и самок в глухариных выводках, но надежных наблюдений не удалось сделать в достаточном количестве, хотя у меня есть субъективное впечатление, что число самцов в выводке равно в среднем числу самок. Таким образом учет величины выводка не является механической работой, но каждое наблюдение должно быть проанализировано и достоверность оценена по ряду биологических моментов. Выводя средние величины выводков в данный отрезок времени, мы по недостаточности общего числа наблюдений не могли статистически обработать очень интересного момента, который может составить самостоятельную тему исследования. Нам удалось заметить, что в одних районах заповедника число птенцов в выводке меньше, чем в других районах. Если бы силы экспедиции были больше и мы могли бы взять каждый район под особое наблюдение, то это можно было бы показать яснее, сейчас же об этом обстоятельстве мы говорим в порядке первого приближения. В моем дневнике есть запись от 30 августа: „Объезд ряда кварталов по долине Сыргаи и Анкыза дал пониженную численность выводка сравнительно с другими объездами, например в юго-восточной части заповедника, где выводки были многочисленнее“. Такая локальность в величине выводка может быть объяснена разными причинами. Птенцы в одном районе по условиям местности и леса могут быть хуже защищены от хищников. Как раз в этом районе на Сыргае гнездится пара орлов-могильников, и мы однажды видели, как могильник, повидимому молодой, кинулся на тетеревов, поднявшихся из-под собаки, но промахнулся и не поймал ни одного. Можно думать, необходимость отыскивать насекомых на очень открытых полянах может способствовать повышенной элиминации птенцов. Так, мы находили сравнительно малочисленные выводки глухарей в районе Юмбеда. Но в тех же районах попадались и более крупные выводки, таким образом объяснять большую убыль птенцов только условиями местности затруднительно. Один выводок страдает больше, другой меньше, но в среднем на большом числе выводков эти крайности нивелируются. Можно указать, пока в порядке гипотезы, еще одну причину малочисленности некоторых выводков. Для сохранения выводка очень большое значение имеет поведение матки. Бросается в глаза, что поведение матки бывает различно. Иная поднимается и улетает, а птенцы летят в разнобой, кто куда. В других случаях матка отводит собаку от выводка пешком и летит перед самым носом собаки, которая начинает гнаться за птицей.

Так было с одной маткой в июле в 30-м квартале. Другая матка рассадит птенцов по деревьям, сделает круг, облетит место и посмотрит, кто где сидит, и тогда отдалится. Иная все время наблюдает за охотником и собакой и дает сигнал тревоги, не отдаляясь далеко от места, где поднят выводок. Словом, поведение маток весьма разнообразно и дает возможность различить маток более опытных от менее опытных, по всей вероятности молодых. В литературе часто указывается, что у молодых самок кладка меньше и что полная кладка бывает только у гнездящихся во второй или третий раз в жизни. Эта биологическая проблема также подлежит статистическому исследованию и проверке, но необходимо указать и на возможность большей смертности приплода у маток молодых и еще недостаточно опытных. В дальнейшем мы надеемся сопоставить наблюдения над

поведением маток и величиной выводка более точно и установить это соотношение.

Однако этот фактор должен бы, мне кажется, иметь большое значение. Большая или меньшая открытость места, облегчающая охоту пернатого хищника, конечно имеет значение, но хищники ловят и в хорошо укрытых местах. Характерны два наблюдения. 14 августа в 117-м квартале мы нашли выводок глухарей. Собака сделала стойку и подняла выводок, который мы пересчитали. Осматривая место, сопоставляя виденное мной и Зворыкиным, мы заметили, что собака отметила что-то в траве, но с совершенно иной повадкой, чем та, которая бывает при стойке по птице. Я пошел посмотреть и обнаружил глухаренка без головы, как видно только что отъеденной, птица была теплая и кровь продолжала сочиться из шеи. Довольно крупный птенец был очевидно пойман или непосредственно перед стойкой или может быть даже во время довольно продолжительной стойки хорьком или куницей, которая отгрызла и унесла голову, оставив тушку.

Другой случай был в лесах местного значения близ границы Заповедника. Мы нашли выводок в густых кустах и заросли молодого березняка. Этот выводок отличался своей численностью и крупным ростом уже сильно перелинявших петушков. Мы двигались по дороге, а собака шла стороной от нас, сделала стойку, а затем повела вдоль дороги. Тетеревята однако не взлетели, как обычно, а скорее затаивались и уходили пешком, один даже перебежал прогалину в 15 шагах от меня и не взлетел; для такого рослого выводка поведение было совсем не обычное. Когда они все же поднялись на крыло, я выстрелил и свалил одного. От выстрела захлопали крылья, и из-за кустика березы поднялся крупный могильник. Мы обнаружили, что он сидел на еще трепыхавшемся тетереве, с которого его спугнул выстрел. Нападением орла и объяснялось необычное поведение выводка. Тетерева, напуганные орлом, не взлетали и старались и от собаки уйти пешком. Место было очень закрытое и неудобное для ловли хищника, который тем не менее углядел свою добычу и поймал ее. Таким образом хищники успешно охотятся и в закрытых местах. Бдительность матки и ее уменье во-время заметить опасность конечно играют роль для сохранности выводка, и надо думать, что эта забота более эфективна у старых тетерок и глухарок, чем у молодых. Интересная биологическая проблема, которой мы коснулись, имеет несомненное значение при оценке хода убыли приплода популяции в целом, и конечно при достаточно большом числе наблюдений она может быть проверена статистически. Эта задача может составить специальную тему исследования, но для выведения средней величины выводка при недостаточно большом числе наблюдений локальные различия в величине выводка могут нарушить правильность хода кривой.

После этих замечаний переходим к анализу цифрового материала. Условия работы резко сказались на группировке цифр во времени. Количество выводков по декадам довольно неравномерно, так как, проезжая территорию, мы естественно попадали в разные условия погоды и в разные—то более то менее богатые дичью—места. В июне—июле, если нет или мало очень многочисленных выводков, то во всяком случае нет и слишком малочисленных выводков. Выводки с 2—3 птенцами появляются в половине июля, в августе почти нет выводков с 1 птенцом, и основная масса выводков в 3—4 птицы. В конце августа найден только один выводок в 5 штук, два в 4 и остальные по 3, 2 и 1 птенцу при матке. Таким образом наблюдается непрерывное уменьшение численности выводка, но закономерности этого убывания с первого взгляда не видно.

В исследовании всегда имеется элемент случайности. 14 августа был найден глухариный выводок в 9 штук, два других той же величины 8 и 12 июля, кроме того 11—12 июля были просчитаны выводки по 8 штук. Во всяком случае эти выводки существовали и раньше, в июне, хотя и не были нами учтены. Отнесение их к тем декадам, когда они были подмечены, очевидно поднимает среднюю величину выводка второй декады июля. И их следует причислить к более ранним группам выводков. Но по всей вероятности и в этом выводке со времени вылупления была некоторая убыль, весной они были еще более многочисленны, и по всей вероятности средняя июньских декад должна быть еще выше, а к середине сентября несколько ниже.

Итак первоначальное рассмотрение материала показывает, что в течение летного периода идет непрерывный процесс убыли числа птенцов как у глухарей, так и у тетерева. Это было констатировано и в 1931 и в 1930 гг. Но больший материал позволяет уточнить эти наблюдения и проследить постепенность этой убыли. Если бы у нас была возможность в течение двух-трех дней каждой декады пересчитать полную численность выводков, населяющих заповедник, то, нанеся общую численность молодежи на оси координат, было бы легко получить точную кривую убыли, но так как этой возможности не было, то мы должны применить метод вычисления взвешенных средних, относя каждую цифру к определенной дате. К сожалению для каждой даты находилось неодинаковое число выводков, следовательно надежность средней не равноценна. В июле сделано наибольшее число наблюдений, и среди найденных выводков имеются все переходы от максимума до минимума, тогда как в другие месяцы такой полноты нет. Кроме того, так как наблюдения каждой декады растягиваются, то за срок, в течение которого выводится средняя, происходила убыль дичи, и мы рискуем внести субъективный элемент, группируя достаточное количество выводков для получения средней, так как можно отнести ее к более поздней или, наоборот, более ранней дате. Этот момент тем более важен, что мы можем ждать неравномерного хода убыли в связи с темпами роста и развития молодежи глухаря и тетерева.

Учитывая эти обстоятельства, я обработал статистический материал двумя методами: во первых, путем обычного вычисления средних, относя дату этой средней к определенному числу месяца, а, во-вторых, применил сравнительно редко употребляющийся способ графического выравнивания, так как в данных условиях этот метод позволяет более надежно проследить кривую.

Результаты вычисления средних мы сводим в таблицу.

Из этой таблицы видно, что в I половине июня средняя величина глухариного выводка равна 6,0±1,29. В конце августа она падает до 2,9, в сентябре до 1,16. Средняя величина выводка приблизительно в те же декады августа 1930 г. 2,85, в 1931 г.—2,75, в 1932 г.—2,9—величины очень близкие, что указывает на значительное постоянство убыли приплода в выводках. Это уже отмечалось в работе 1931 г. (Северцов, 1932). Ход убыли птицы мало связан с абсолютной численностью птицы. В 1930 г. значительная часть выводков погибла из-за поздних морозов, которые не отразились на взрослых птицах, поэтому в 1931 и 1932 гг. общее количество выводков больше, но коефициент этой убыли, показанный средней величиной выводка, остается тот же. Уже и в прошлые годы мы отмечали, что величина тетеревиного выводка в течение всего лета выше, чем величина глухариного выводка в те же месяцы. В 1932 г. впервые удалось про-

Средние величины глухариных выводков (Tetrao urogollus uralensis) в Башкирском государственном заповеднике летом 1932 г.

Группа	Даты учета	Число выводков в группе	Средняя величина выводка	σ
I	1.VI —13.VI	15	5,66±1,17300	2,236
II	14.VII —23.VI	15	6,00±1,2960	1,673
III	24.VII — 7.VII	32	5,03±1,1055	2,005
IV	8.VII —17.VII	30	4,00±1,9873	2,176
V	18.VII —27.VII	20	3,85±1,9572	2,916
VI	28.VII — 6.VII	24	3,91±1,0296	1,680
VII	9.VIII—26.VIII	22	2,91±1,0908	1,705

Средние величины выводков тетеревов (Lirurus tetrix viridanus) в Башкирском государственном заповеднике летом 1932 г.

I	15.VI —23.VI	41	5,43±0,9942	2,1211
II	28.VII — 7.VIII	25	4,56±1,5306	2,5510
III	11.VIII—22.VIII	20	3,75±1,6629	2,4778

следить ход убыли приплода у тетеревов. Сроки выездов для учета обусловили несколько иное расположение цифр тетеревиных выводков во времени. Благодаря тому что выводки тетеревов приурочены к более определенным станциям, а таких угодий в заповеднике меньше, чем для глухарей, наблюдения над величиной тетеревиного выводка группируются более тесно, но каждая группа наблюдений разделена большими промежутками. При вычислении средней величины тетеревиного выводка выяснилась большая амплитуда колебаний в числе выводка (от 10 до 1) и в связи с этим мы попытались взять в одну группу большее число выводков. При этом часть учтенных выводков пришлось откинуть, так как даты их нахождения были слишком удалены от дат, около которых группировалось наибольшее количество выводков, давших материал для вычисления средних, и у нас оказались всего три группы. Логарифмы их чисел так же хорошо укладываются на прямой, как и у глухарей. Следовательно и у тетерева убыль молодняка идет по той же кривой, что и у глухаря. Наклон кривой убыли к абсциссе очень близок к кривой убыли глухарей. Оказалось, что и у тетеревов средняя величина выводка на август близка к величинам выводка, найденным в 1931 и 1932 гг.

Проф. Вольтерра теоретически указал, что убыль популяции растительноядных, истребляемых хищниками, идет по отрицательной экспоненциальной кривой. При логарифмировании чисел, составляющих ряд этой кривой, получается прямая. Если убыль выводка подчиняется этому закону, то, прологарифмировав числа наших средних и нанеся их на оси координат, мы должны получить ряд точек, расположенных на прямой. Рис. 2 показывает, что это действительно так,—точки располагаются в прямой ряд. Небольшая неправильность в расположении точек зависит очевидно от некоторой недостаточности цифрового материала. Применяя графический метод выравнивания кривой для получения надежных средних, мы можем уточнить его и получить некоторый новый интересный результат. Расположив точки на миллиметровой бумаге, мы производим выравнивание очень простым методом. Соединив прямой линией две ближайшие точки, мы берем взамен их одну, расположенную на равном расстоянии от

исходных. В результате этой операции мы получили три линии. Для тетерева мы даем непосредственное выравнивание кривой, для глухаря—выравнивание логарифмированных величин выводка. В обоих случаях мы получили три параллельных линии—кривых для тетерева,

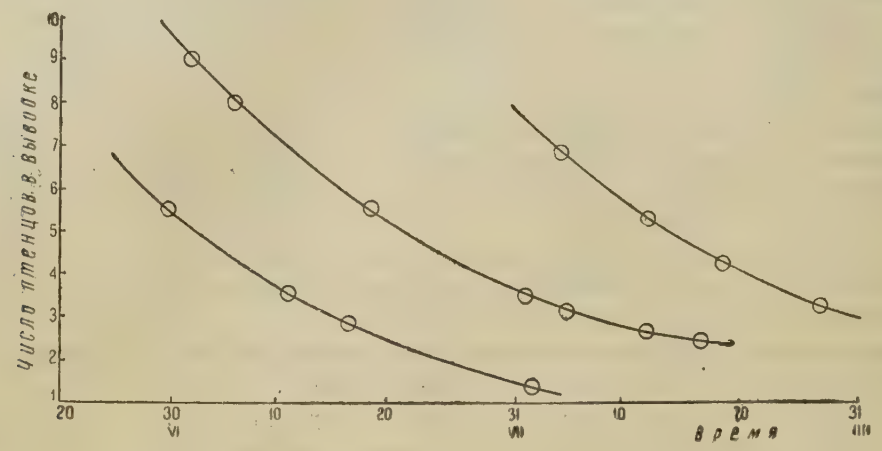


Рис. 1. Кривые падения численности птенцов в выводках тетерева в Башкирском государственном заповеднике летом 1932 г.

Fig. 1. Abnahmekurven bei Jungen der Birkhühner (Lirurus tetrix viridanus) im Baschkirischen staatlichen Waldschutzgebiet während des Sommers 1932. Auf der Abszisse ist die Zeite in Monaten angegeben, auf der Ordinate die Mittelwerte der Jungvögel einer Brut.

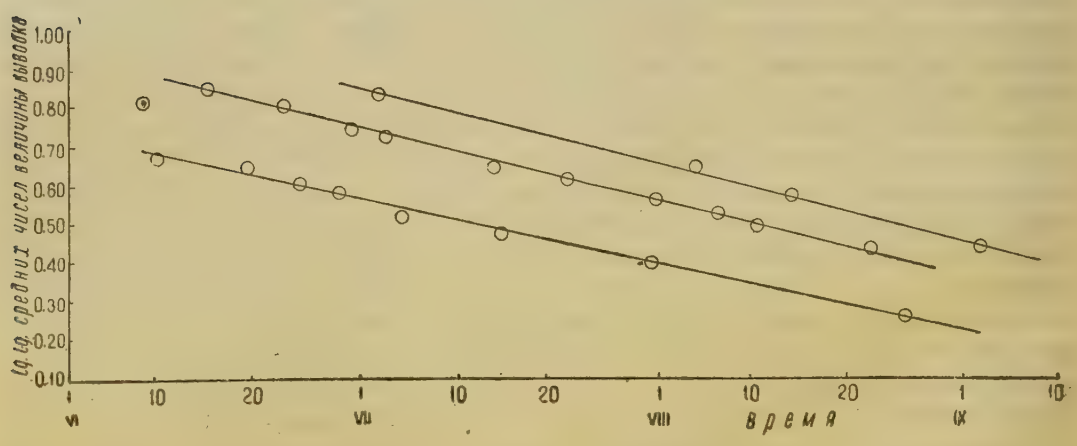


Рис. 2. Кривые падения численности птенцов в выводках глухаря в Башкирском государственном заповеднике летом 1932 г., составленные по логарифмам средних чисел

Pig. 2. Die logarithmierten Kurvenzahlen der Abnahme des Jungen der Auerwild (Tetraogallus urogallus uraliensis) im Staatl. Waldschutzgebiet der Baschkirien im Sommer 1932. Auf der Abszisse ist die Zeit in Monaten angegeben, auf der Ordinate die Mittelwerte der Jungvögel einer Brut.

прямых вследствие логарифмирования для глухаря. Кривые убыли показывают, что уменьшение выводка идет независимо от величины кладки, и меньший выводок убывает с той же скоростью, что и большой, но минимум, когда при матке не остается ни одного птенца, для малого выводка наступает скорее.

При настоящем состоянии наших знаний мы не можем точно установить непосредственные причины убыли птенцов, но ясно, что главная масса их погибает от пернатых и четвероногих хищников. Некоторые примеры их деятельности мы приводили выше. В угодьях

находили перья птиц, задранных хищниками. Дальнейшее исследование, стоящее в пятилетнем плане заповедника,—учет пернатых и четвероногих хищников—должно дать указания для решения этого вопроса и выяснить, какова роль разных видов пернатых и четвероногих хищников в убыли дичи. В настоящее время мы имеем право считать установленным, что убыль птенцов идет совершенно закономерно и в геометрической убывающей прогрессии, выражающейся отрицательной экспоненциальной кривой, убыль уменьшается по мере индивидуального развития птенцов, и чем больше птенец по росту и силе приближается к взрослой особи, тем меньше смертность среди них. Основная убыль заканчивается к концу первого года жизни.

Ход убыли приплода у тетерева и глухаря оказывется очень сходным, как это показывает наклон логарифмированной кривой относительно оси абсцисс. Это тем более интересно, что прирост стада обоих видов совершенно различен. Глухарь много крупнее тетерева, он значительно более долговечен и менее плодовит. Глухарка достигает половой зрелости в трехлетнем возрасте, а тетерев становится половозрелым в возрасте 1 года, и кладка у него больше. Повышенная плодовитость тетерева не компенсируется смертностью приплода, следовательно кривая смертности взрослых у них должна быть различной.

В результате исследований 1932 г., изложенных в настоящей работе, мы можем считать доказанным, что убыль птенцов идет по экспоненциальной кривой, а на основании общих соображений о размножении животных предположить, что и у других видов птиц и млекопитающих убыль приплода идет также по отрицательной экспоненциальной кривой, которая различается лишь числовыми значениями. Убыль по этой кривой является общим законом для позвоночных. Цифры, нами полученные в течение трех лет исследования, отличались значительным постоянством, но мы все же не считаем их окончательными, они подлежат проверке и уточнению. Они могут меняться в зависимости от условий года. Кроме того необходимо изучить убыль приплода на других видах и организовать учет так, чтобы получить надежный цифровой материал. При этих условиях ставится новая проблема. Убыль приплода определяется очевидно взаимодействием внешних условий и свойств организма, и было бы чрезвычайно интересно и важно использовать кривую убыли для суждения о том, насколько пригодны те или иные угодья для данного вида животных. Ихтиологи исследуют скорость роста у рыб и по этому признаку судят о кормности водоема. Для птиц и млекопитающих такого способа мы не имеем. Нам кажется, что именно кривая смертности приплода может служить критерием для суждения о большей или меньшей пригодности данной местности для изучаемого вида.

Когда кривая убыли будет твердо установлена для данного вида, открывается возможность значительного упрощения работы. Достаточно будет произвести два учета, выяснить величину помета или кладки и произвести учет в какой-нибудь другой отрезок времени, когда учет наиболее удобен технически. Взяв логарифмы этих величин, мы можем получить прямую линию, определяющую ход убыли. Перейдя от логарифмов к числам, легко построить всю кривую убыли первого года. Знание кривой позволяет нам весьма просто определять один из основных моментов, направляющих размножение каждого вида,—величину годового прироста группы взрослых особей производителей, от числа которых зависит величина приплода стада.

В наших работах мы указывали, что смертность приплода бывает двух типов: 1) массовая, когда выводок гибнет нацело—главным образом

под влиянием стихийных причин или эпизоотий, и 2) гибель индивидуальная отдельных особей в каждом выводке от разных причин, проходящая по экспоненциальной кривой. При учете выводков нетрудно определить также число бездетных самок и таким образом установить общий прирост и ход убыли приплода для данного рода, что позволит конечно более точно судить о продукции стада, а следовательно и о возможной эксплоатации его, чем это делается в настоящее время.

Так как методика учета птицы мало разработана, то каждый год дает некоторый новый опыт, который целесообразно изложить.

Как было сказано в начале работы, нам пришлось отказаться от учета цепью и применить метод объезда. Этот метод оказался более продуктивным, но при этом осталось недостаточно выявленным количество холостой дичи и мало найдено следов деятельности хищников. Следовательно необходимо применять комбинированный метод объездов и обходов пешком. Очень важным моментом является детальный план местности, так как опредилить полное количество птицы можно, лишь зная площадь угодий, ею занятых. Число счетчиков должно быть увеличено. На участок примерно в 40 000 га нужны три счетчика с тремя собаками, действующие самостоятельно. Целесообразно каждому поручить некоторый участок, который он мог бы изучить более детально. Особое внимание должно быть обращено на качество собаки. Собака должна быть с хорошим чутьем, „вежливая", с крепкой стойкой и, если возможно, с анонсом. Одним из очень важных моментов в этой работе является выносливость собаки. Пес, который может работать несколько часов в день и через 2 дня отказывается искать, конечно не годится. Наша собака работала 3—4 дня подряд, иногда 5 дней, затем мы давали день отдыха, а затем опять 4—5-дневный период работы. Опыт показал, что немецкие лягавые с хорошим чутьем очень пригодны. Собака должна работать верхним чутьем, но знать и следовую работу.

Прием, который мы пытались применять, наблюдение при помощи неподвижных постов в течение круглого дня, не дал особых результатов, так как глухари и тетерева таятся и мало заметны. Подсобные наблюдения повидимому применимы в осенний период, когда тетерева вылетают на осенники, а глухарь на лиственницы. В дальнейших работах необходимо обратить особое внимание на изучение индивидуального ареала выводка и холостой птицы, для чего несколько выводков надо взять под более детальное наблюдение и отыскивать их на отдыхе и на кормежке в разное время дня. Наконец возникает еще одна чрезвычайно интересная проблема для будущих работ. Возможно, установив на более полном материале, что кривая убыли у разных видов идет не совсем одинаково, связать кривую убыли с кривой роста и морфологического развития особи. Для этого нужно, с одной стороны, получить более полную кривую убыли, а затем произвести отстрел птицы для изучения желудков (состав и смена пищи с возрастом); проследить кривую изменения веса птицы, что имеет и непосредственное промысловое значение, так как подобное сравнение покажет, что выгоднее: добывать большее количество более молодой птицы или меньшее количество более крупной.

ЛИТЕРАТУРА

1. Friederichs K. Die Grundfragen und Gesetzmässigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie, 1930.—2. Volterra V. Variations and fluctuations of the Number of individuals in animal species living together. Appendix to Animal Ecology

y Royal Chapman, New York and London, 1931.—3. Волтерра В. Математическая теория борьбы за существование, успехи физич. наук, в. VIII, 1928 (русск. перев. акад. П. П. Лазарева).—4. Лобачева В. Некоторые вопросы организации охотничьего хозяйства на Севере Европейской части СССР. Труды по лесному опытному делу, Центральная опытная станция, в III, 1930.—5. Мензбир М. А. Охотничьи и промысловые птицы Европейской России и Кавказа, Москва, 1906.—6. Он же. Птицы России 1905.—7. Сабанеев Л. П. Глухой тетерев. Монография, Ест. ист. сборник „Природа", книга 3—4, 1874—1879.—8. Он же Тетерев-косач. Монография, ibidem.—9. Северцов. С. А. 1. К познанию биологии размножения tetraonidae по данным количественного учета в Башкирском заповеднике. Лето 1930 г. Труды лабор. практ. зоологии Акад. наук СССР., в. 3, 1932.—10. Он же. 2. Материалы к познанию биологии размножения Tetraonidae—глухарей и тетеревов в Башкирском гос. запов. в 1930/31 г. методом количественного учета, Р. зоол. журн., т. XI, в. 3—4, 1932.—11. Дергунов. Метод массового учета количества птиц и опыт его применения к дятлам. Труды 2-го съезда зоологов, анатомов и гистологов. Петроград, 1923.—12. Дулькейт Г. Д. Материалы по изучению биологии соболя и соболиного хозяйства острова Б. Шантар-Изд. Тихоокеанской научной станции. т. III, в. 3, стр. 2—120, 1929.—13. Кашкаров Д. Н. Среда и сообщество (основы синэкологии), Медгиз, Москва, 1933.

ZUR FRAGE DER VERMEHRUNGSBIOLOGIE DER TETRAONIDEN IM STAATLICHEN WALDSCHUTZGEBIET BASCHKIRIENS

3 ERGEBNISSE DER UNTERSUCHUNGEN VOM JAHRE 1932

S. A. Sewertzoff

Zusammenfassung

Vorliegende Abhandlung bildet die Fortsetzung der vom Verfasser in den Jahren 1930 und 1931 vorgenommenen Untersuchungen, die den Zweck hattendie Abnahme der Jungen beim Auerwild und Birkwild während des Sommers zu verfolgen.

Der erste Teil der Abhandlung beschäftigt sich mit der Arbeitsmethode und mit der Beschreibung der Standorte der in Frage kommenden Vögel.

Im zweiten Teil wird die Frage der Dislokation erwähnter Vögel erörtert, wobei der Verfasser den Begriff des „individuellen Wohnraums" präisiert als eines bestimmten Areals, das alle Bedürfnisse des Individuumswesens und der Familie während einer gewissen Periode des Jahres befriedigt. Somit verbindet der Verfasser den Begriff des „Wohnraumes" („Habität") oder Standortes als eines Komplexes der Milieu-Verhältnisse mit dem Begriff des kleinsmöglichen Raumes, auf dem ein Individuum der in Betracht kommenden Art leben kann. Nach Ansicht des Verfassers muss man bei in Kolonien und Herden lebenden Arten das Areal bezw. das Wohngebiet der Herde im Auge haben. Der Umstand, dass die individuellen Areale der Individuen, die eine Kolonie oder Herde bilden, gewissermassen einander überdecken, erlaubt es nicht, das Areal der Herde einfach als Summe der Einzelareale zu betrachten. Es wird vorgeschlagen, das von einer Population eingenommene Territorium als einen Komplex von Arealen von Individuen oder von Arealen einzelner Herden zu betrachten, wobei diese Areale entweder eng aneinander grenzen oder durch nicht von der Population bewohnte Landstrecken getrennt sind.

Im dritten Teil der Abhandlung befasst sich der Verfasser mit dem Studium der Abnahme der Jungen im Brutte beim Auerwild und Birkwild Hierbei wurden die Durchschnittszahlen der Bruten periodisch festgestellt und auf Koordinaten vermerkt und zwar auf der Abszisse die Zeit, auf der ordinate die Grösse der Brut, was die Abnahmekurve der Jungen ergab.

Die Logarithmierung der Kurvenzähler ergibt, dass die Kurve negativ exponential ist, dass folglich die Abnahme in einer fallenden geometrischen

Progression verläuft. Auf diese Weise sucht der Verfasser die in seiner Arbeit vom Jahre 1933 über die Abnahme der Jungen bei Tetrao urogallus aufgestellte Hypothese durch umfangreiches Material zu stützen und das Ergebnis seiner Forschungen auch auf eine andere Art der Birkwild, nämlich Lirurus tetrix viridanus, auszudehnen.

Den Verlauf der Sterblichkeitskurve bringt der Verfasser in Verbindung mit dem Fortschritt in der individuellen Entwicklung, während welcher Zeit das Junge Vogel sich mehr und mehr das Gebaren der Erwachsenen, die alle dieser Art eigentümlichen Attribute im Kampfe ums Dasein besitzen, aneignet. Die Hauptursache der Abnahme an Jungen erblickt der Verfasser in der Tätigkeit der Raubtiere, was durch eigene Beobachtungen während der Arbeit im Waldschutzgebiet illustriert wird.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XIV 1935 г. ВЫП. 2

ЭФИОПСКОГО ЛИ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ФАУНА ЮЖНОЙ ПОДОБЛАСТИ ПАЛЕАРКТИКИ (ПО БАРТЕНЕВУ)?

С. Я. Парамонов

Из зоологического музея Всеукраинской академии наук, Киев

В ряде интересных и содержательных, хотя в деталях далеко не бесспорных, работ проф. А. Бартенев (Зоолог. ж., XII, вып. 1, 3 и др.) затрагивает как ряд основных, первостепенной важности теоретических вопросов зоогеографии, так и ряд более мелких, специальных, подтверждающих его теоретические воззрения.

Рассмотрение основных положений проф. Бартенева, в общем оригинальных и являющихся шагом вперед в этой к сожалению мало разрабатываемой нашими учеными области, не входит в задачу настоящей статьи (если позволят обстоятельства, мы к этому еще когда-нибудь вернемся),—задача ее более узка: ответить на вопрос, действительно ли южная подобласть Палеарктики (в смысле Бартенева) имеет фауну эфиопского происхождения, как это утверждает он.

Чтобы избежать возможности не совсем правильного изложения взглядов проф. Бартенева, что может случиться при переизложении их своими словами, постараемся передать все вкратце словами самого же автора.

Бартенев считает, что Палеарктика должна быть разделена на три подобласти, которые прежде всего „отличаются друг от друга по отношению к ледниковому периоду следующим образом. Южная подобласть избежала вовсе губительного влияния ледникового периода. Средняя подобласть испытала только посредственное влияние его, так как на ареале подобласти сплошного обледенения не было. Северная подобласть испытала непосредственное воздействие ледникового периода, так как непосредственно была занята в то время сплошным оледенением“.

„Южная подобласть Палеарктики ограничивается только западной частью последней и восточнее Персии не идет; в связи с этим ясно, что по своему происхождению фауна этой подобласти должна быть связана именно с Эфиопской областью“.

„Африканский массив в главной своей массе представляет один из древних континентальных щитов, но его северные, как раз палеарктические, отделы много моложе, ибо вышли окончательно из-под воды только в начале третичной эпохи. Египет и прилежащие части Передней Азии несколько моложе Северной Африки“.

„Кроме Северной Африки к южной подобласти относятся южные части южных полуостровов Европы (Пиренейского, Аппенинского и Балканского). Из них южные части Пиренейского и Аппенинского по-

луостровов первоначально были в связи тоже с Северной Африкой, а не с Европой".

„Наконец к южной подобласти относятся юг Аравии и южная часть Персии, т. е. страны, расположенные, как и Африка, к югу от древнего океана Тетис. Малая Азия относится к переходной зоне от средней подобласти к южной. Таким образом южная подобласть Палеарктики занимает только юго-западную часть последней, на восток постепенно суживается и наконец вклинивается совсем в южную Персию, между океаном и средней подобластью, так что в Центральной Азии уже средняя, а не южная подобласть составляет южную границу Палеарктики. Триполи и Барка разделяют южную подобласть на более древний—алжирский округ и на более молодой—переднеазиатский".

„Итак страны южной подобласти Палеарктики: 1) существуют с первой половины третичной эпохи, т. е. со времени, когда Европа еще не сложилась, 2) первоначально были отделены от будущей Европы частями древнего океана Тетис, т. е. были расположены на южном побережье последнего, 3) образовались в своей большей части как часть Африканского материка и 4) очевидно оттуда же должны были получить свою первоначальную фауну".

Таковы в основном взгляды проф. Бартенева на величину и историю южной подобласти Палеарктики. Его взгляды на величину подобластей Палеарктики иллюстрированы картой, которая к сожалению в деталях явно расходится с текстом в отношении южной подобласти.

Недостатки этой карты следующие: 1) хотя Палеарктика является понятием достаточно известным и определенным, следовало бы на карте отметить ее южную границу, от этого карта только выиграла бы в наглядности, а с другой стороны, дала бы возможность ознакомиться с тем, к какому собственно варианту взглядов на границы Палеарктики примыкает автор; при наличии значительных расхождений по этому вопросу это было бы далеко не безынтересно; 2) говоря, что „мы тоже склонны южные части Пиренейского (Аппенинского и Балканского) полуострова относить к южной подобласти"..., Бартенев проводит границу посредине Пиренейского полуострова, отделяет в разные подобласти Корсику от Сардинии, относит к южной подобласти только самую незначительную часть Аппенинского полуострова, относит по крайней мере половину (в широтном смысле) Балканского полуострова к южной подобласти; 3) далее Бартенев относит к последней едва ли не половину Малой Азии, тогда как в тексте он всю ее причисляет к переходной полосе; 4) далее граница согласно с текстом отграничивает южную Персию, но одновременно захватывает и всю Аравию, тогда как в тексте Бартенев относил к южной подобласти только „юг Аравии".

Оставив в стороне эти неувязки с текстом, которые не имеют принципиального значения (но которые не должны были бы все же иметь места), перейдем к самой сути дела. Бартенев кроме трех подобластей устанавливает в Палеарктике еще две „переходные полосы" между ними; нас в данном случае будет интересовать только „переходная полоса" между средней и южной подобластями.

Установление особой категории „переходной полосы" должно натолкнуться на то возражение, что если между областями „переходные полосы" до сих пор не созданы, то вряд ли необходимо создание таковых и для подобластей. Каждому зоогеографу ясно, насколько условны проводимые границы вообще, если же установление „переходных полос" необходимо, то для этого необходимо прежде

всего какое-то теоретическое обоснование, какое-то разъяснение смысла и значения подобных полос; этого однако Бартенев не сделал. Этот крупный промах усугубляется еще тем, что при установлении конкретных границ „переходных полос“ Бартенев вовсе не опирается на конкретные случаи, из рассмотрения которых можно было бы догадаться о критериях, которыми автор пользовался. Между тем рассмотрение интересующей нас „переходной полосы“ вызывает множество недоумений. Прежде всего—почему „переходная полоса“ начинается только к востоку от Мраморного моря,—неужели граница, идущая через все три полуострова, на западе настолько резка, что не требует установления такой же „переходной полосы“?

Далее, почему как южная, так и северная граница „переходной полосы“ проходит по местностям в экологическом отношении удивительно однообразным? Это казалось бы понятным, если бы граница пролегала вдоль гор, рек и т. п., но та косая линия, которая например идет через Малую Азию, мне кажется совершенно неестественной и вряд ли вообще могущей получить достаточное обоснование. Бросается в глаза, что южный берег Крыма присоединен к средней подобласти, тогда как он должен занять вне каких бы то ни было сомнений место по крайней мере в „переходной полосе“. Примеров этих вызывающих сомнения мест вполне достаточно, чтобы показать как степень их важности, так и то, что проф. Бартенев почему-то не счел нужным сказать о них хотя бы несколько слов мимоходом. Вследствие этого его положения носят догматический характер и кажутся малодоказательными, это не выводы из изученных фактов, а скорее научные предсказания, которые еще нужно обосновать.

Обратимся теперь к взглядам проф. Бартенева на происхождение фауны южной подобласти Палеарктики, которую (подобласть) он считает эфиопской.

„Впоследствии,—говорит он,—события ледникового периода сравнительно слабо отразились на фауне южной подобласти из-за отдаленности последней, из-за того, что она отчасти отделена от севера, во-первых, морем и, во-вторых, системами гор. Нужно думать, что в общем миграции с севера в эпохи оледенения не шли к югу дальше северных границ южной подобласти; впрочем возможно, что отдельные виды средней подобласти могли мигрировать в эпохи оледенений в южную, а в межледниковые периоды несомненно усиливались продвижения к северу тропических видов; но все эти миграции не обеднили южную подобласть видами, а скорее обогатили, т. е. имели скорее положительное, нежели отрицательное влияние на фауну южной подобласти. Миграции из-под тропиков происходили, так сказать, в мягких тонах и сильных пертурбаций в фауне южной подобласти не вызывали. Сахара несомненно при этом представляла постоянную сдерживающую преграду. Других резких пертурбаций со времени своего образования подобласть не переживала. В результате всего этого южная подобласть Палеарктики имеет ареал сложившегося типа, а фауну доледникового возраста и в главном африканского (и отчасти южноазиатского) происхождения, в своей основе аутохтонную, простую и однообразную (Бартенев, 1933). По происхождению эта фауна относится к южному побережью древнего океана Тетис, т. е. тропического типа, и значительных (и губительных) влияний ледниковой эпохи не испытала. По происхождению это эфиопская фауна, а не палеарктическая.“

Вышеприведенный абзац характерен для изложения Бартенева. Прочитав его, можно притти к заключению, что Бартенев считает фауну южной подобласти решительно эфиопского происхождения, но

строчкой ниже он пишет уже: „Однако зоогеография со времени Склатера и Уоллеса относит все части нашей южной подобласти к Палеарктике. Это объясняется новыми событиями в истории фауны этой подобласти. Ликвидация океана Тетис как такового, присоединение южных островов Европы целиком к последней и начавшаяся в меж- и послеледниковые периоды... тяга животных и растений с юга к северу,—все это в своей совокупности привело южную подобласть к сближению с севером, т. е. с Палеарктикой. В то же время продолжение существования Сахары ослабляло связь нашей подобласти с тропиками. И вот в результате всего этого подобласть по происхождению с эфиопской южной фауной превратилась в часть Палеарктики; можно сказать, что южная подобласть была эфиопской, а стала палеарктической...“

Вышеприведенные абзацы заставляют нас и здесь подчеркнуть излишнюю сжатость изложения Бартенева, приводящую читателя к множеству недоуменных вопросов и придающую утверждениям Бартенева оттенок каких-то догматов, ниспосланных сверху. Утверждая в первом абзаце, что фауна южной подобласти Палеарктики по своему происхождению является фауной эфиопской, Бартенев во втором абзаце почти совершенно сводит на-нет свое первоначальное утверждение, и читатель остается в недоумении, какому же из абзацев должно придать решающее значение. Если эфиопские элементы превалируют, то что это за элементы, если они в меньшинстве, и опять-таки—каковы они? На эти вопросы мы у Бартенева к сожалению ответа совершенно не находим.

Перейдем теперь к проверке положений Бартенева путем рассмотрения какой-либо определенной группы. Может быть отмеченные недостатки статьи Бартенева являются только недостатками изложения, факты же подтвердят справедливость его выводов,—в противном случае мы будем иметь основание сказать, что вышеизложенные недостатки не есть только недостатки формы, но и сути.

Для нашей цели возьмем одно из крупных семейств двукрылых (Diptera, Insecta), семейство Bombyliidae, и рассмотрим состав его фауны в палеарктической, эфиопской и ориентальной областях. Следует отметить сейчас же, что указанное семейство является для наших целей особенно пригодной группой, так как оно является весьма характерным именно для интересующей нас подобласти Палеарктики (в остальных двух имеется сравнительно очень незначительное количество родов и видов этого семейства, вследствие чего о северном происхождении этой группы не может быть и речи, по крайней мере для интересующего нас геологического отрезка времени).

Естественно предположить поэтому, как это и делает Бартенев, (правда, очевидно для других групп), что фауна эта происхождения южного, т. е. эфиопского. Однако факты говорят иное: эфиопская фауна бомбилиид и фауна этих же мух южной подобласти Палеарктики имеют между собой мало общего, степень же сходства в конечном результате почти такая же, как и с фауной ориентальной (индо-малайской) области; иначе говоря—южная подобласть Палеарктики в такой мере обособлена от соседних зоогеографических областей в отношении фауны бомбилиид, что происхождение ее весьма неясно и лежит по всей вероятности корнями в той геологической эпохе, для которой современные понятия Палеарктики, Эфиопики и т. д. неприменимы. Фактические доказательства этого будут приведены немного ниже, сейчас же следует обратить внимание на тот факт, что представители семейства Bombyliidae особенно многочисленны в сухих и жарких странах; пустыни, каменистые предгория и невысокие горные

хребты, опаленные солнцем,—вот любимые местопребывания бомбилиид, это дети зноя „par exellence“. Это обстоятельство заставляет нас отвергнуть границы, приписываемые Бартеневым южной подобласти Палеарктики,—семейство Bombyliidae образует характерную, цельную, довольно однообразную фауну на пространстве значительно большем, чем это принимает Бартенев. Пространство это таково: весь север Африки с включением северной части Сахары, весь Пиренейский полуостров с внедрением значительного количества видов вдоль Средиземного моря во Франции, почти весь Аппенинский полуостров за исключением вероятно только самой северной гористой части Альп, далее Балканский полуостров (данные о северной его половине недостаточны, но можно думать, что фауна здесь не столь типична), далее южный берег Крыма, Черноморское побережье Кавказа (в широком смысле). Закавказье, вся Малая Азия, Сирия, Палестина, все пространство между Каспийским морем и Персидским заливом, вероятно вся Аравия (данных мало), далее весь Туркестан за исключением только самых северных его частей. На востоке граница упирается в индо-малайскую фауну, в высокогорные плато Тибета и расплывается в Монголии, Китае, Уссурийском крае (данных мало, требуется специальное исследование). На указанной площади бомбилииды у себя дома, на этой площади несмотря на громадное количество видов (не менее 700) и разнообразие форм мы имеем довольно характерную, цельную фауну; даже небольшой сбор из какой-либо местности обычно дает возможность сразу сказать, что он относится к Палеарктике и сходство между например Марокко и Туркестаном громадное. Если мы и отличаем их, то в большинстве случаев это только викариирующие, близко родственные формы. Это вполне понятно, ибо в экологическом отношении эти местности весьма походят друг на друга, не менее близки они и в историческом отношении, как области, связанные с бывшим океаном Тетис. Вполне естественно конечно, что на таком громадном протяжении встречаются и такие формы, которые вовсе отсутствуют в одной из указанных крайних областей, более того, на этой территории могут быть выделены особые округа и т. д., но основного факта гомогенности бомбилиид на этой площади эти факты никак отвергнуть не могут. Отсюда ясно, что „переходные полосы“ Бартенева вряд ли применимы для данной группы. Описанную выше территорию Бецци (Bezzi) называет „средиземноморско-каспийской“ (границы ее не указаны им); нам кажется, что ее лучше можно было бы назвать средиземноморско-туркестанской. Эта подобласть, нам кажется, имеет значение не только для семейства Bombyliidae, но и для многих других групп.

Перейдем теперь к сравнительному анализу фауны бомбилиид палеарктической, эфиопской и ориентальной зоогеографических областей. Указание Бартенева на то, что фауна тропиков нам мало известна, для данного случая не имеет полновесного значения, ибо по фауне эфиопской области мы имеем сравнительно недавнюю сводку проф. Бецци (Bezzi), изданную Британским музеем. Она содержит перечисление, а также описания 570 видов бомбилиид Эфиопики; если принять во внимание и другие его работы, а также относящиеся сюда мои опубликованные и неопубликованные данные, то мы можем сказать, что для наших целей фауна Эфиопики известна нам в достаточной степени, во всяком случае здесь мы знаем более половины фауны бомбилиид, что отмечает и проф. Бецци.

По ориентальной области мы имеем большую работу Брунетти (Brunetti), далее статьи Нерса (Nurse) и Синьор-Уайта (Senior-White). Изученность этой области в отношении бомбилиид несомненно сла-

бее, чем изученность эфиопской области, так как монографии до сих пор нет, но эта область и интересует нас менее, чем эфиопская.

Наконец по Палеарктике мы имеем работы Беккера (Becker), Бецци, мои и новую сводку (правда, еще далеко не законченную) Энгеля. Таким образом в отношении семейства Bombyliidae мы располагаем достаточными данными для разрешения интересующего нас вопроса.

Переходя к анализу фауны бомбилиид, следует отметить прежде всего тот интересный и важный факт, что за исключением рода Eucharimyia, рода сомнительного в своей самостоятельности (скорее всего это подрод или просто обособленная группа рода Bombylius), в ориентальной области нет ни одного эндемического рода, тогда как количество несомненно самостоятельных родов в фауне Эфиопики и Палеарктики весьма значительно. Этот факт тем более обращает на себя внимание, что видовой состав Ориенталики весьма отличен от других рассматриваемых областей. По Бецци в эфиопской и ориентальной областях нет ни одного общего вида, имеется очень немного форм, которые можно считать викариирующими. По имеющимся у меня данным видовое тождество Палеарктики и Ориенталики невелико (Exoprosopa tamerlani Portch. и др.)

Так как фауна ориентальной области несомненно имеет большую древность и отграничена от эфиопской и палеарктической очень резкими преградами: океаном, высокими горами и горными плато, то отсутствие эндемичных родов бомбилиид дает основание для двух предположений: 1) не всегда длительная изоляция приводит к быстрому образованию новых родов, очевидно необходимы еще какие-то дополнительные условия,—этот вывод к нашей теме непосредственного отношения не имеет; 2) если ориентальная область не имеет своих родов эндемиков из бомбилиид, то тем резче должна быть разница между фауной бомбилиид Эфиопики и Палеарктики, которые имеют значительное количество этих родов. Иначе говоря, Палеарктика отличается от Эфиопики резче, чем Ориенталика, не только тем, что в ней нет многих эндемичных родов Эфиопики, но и присутствием своих собственных эндемиков, следовательно можно предполагать и значительную разницу в происхождении этих фаун.

Рассмотрим теперь количество эндемических родов бомбилиид в Эфиопии и Палеарктике по подсемействам.

1. Подсемейство Bombyliinae

Эфиопика: Triplasius Lw., Sisyrophanus Karsch., Adelidea Moq., Sosiomyia Bezzi.
Палеарктика: Karakumia Param., Efflatonnia Bezzi.
Палеарктика и Эфиопика: Prorachthes Lw.
Палеарктика, Неарктика и Эфиопика: Conophorus Mg (+ Conophorina Beck.)
Эфиопика, Ориенталика, Неотропика: Eurycarenus Lw.

2. Подсемейство Cythereinae

Палеарктика: Cytherea F., Gyrocraspedum Beck.
Палеарктика, Ориенталика: Callistoma Maeg.
Эфиопика: Oniromyia Bezzi.

3. Подсемейство Mariobezzinae

Палеарктика, Ориенталика, Эфиопика: Mariobezzia Beck.

4. Подсемейство Usiinae

Эфиопика: Isocnemus Bezzi, Corsomyza Wied., Callynthrophora Schin., Gnumyia Bezzi, Hyperusia Bezzi, Megapalpus Macq.
Эфиопика и Палеарктика: Psiatholasius Beck.
Палеарктика, Ориенталика: Usia Latr., Parageron Param., Dagestania Param.

5. Подсемейство Cyrtosilnae

Палеарктика: Platypygus Lw., Glabellula Bezzi.
Палеарктика, Эфиопика: Cyrtosia Perr., Empidideicus Beck.

6. Подсемейство Heterotropinae

Палеарктика, Эфиопика, Ориенталика: Heterotropus Lw.
Эфиопика: Alloxytropus Bezzi.

7. Подсемейство Phthiriinae

Палеарктика: Semiramis Beck., Tamerlania Param., Oligodranes Lw.
Эфиопика: Gonarthrus Bezzi, Apatomyza Wied., Pseudoamictus Big.
Эфиопика, Палеарктика: Crocidium Lw., Apolysis Lw.

8. Подсемейство Systropodinae

Все области: род Systropus Wied.

9. Подсемейство Toxophorinae

Все области: Toxophora Meig.

10. Подсемество Cylleniinae

Эфиопика: Henica Macq., Nomalonia Rond., Peringueyimyia Big., Tomomyza Wied., Pantostomus Bezzi.
Палеарктика: Cyllenia Latr. (+ Sinaia Beck.), Amictus Wied.

11. Подсемейство Lomatiinae

Палеарктика: Anisotamia Macq., Edmundiella Beck., Chionamoeba Sack. Stomylomyia Big.
Эфиопика: Pteraulax Bezzi, Isotamia Bezzi.
Палеарктика, Эфиопика, Австралика: Lomatia Meig.
Палеарктика, Эфиопика, Ориенталика: Petrorossia Bezzi.
Палеарктика, Неарктика, Ориенталика: Aphoebanthus Lw.
Палеарктика, Эфиопика: Antonia Lw., Plesiocera Maeg.

12. Подсемейство Anthracinae

Эфиопика: Dicranoclista Bezzi.
Палеарктика: Satyramoeba Sack., Turkmeniella Param. (in litt.).

13. Подсемейство Exoprosopinae

Эфиопика: Synthesia Bezzi, Paranthracina Param.
Эфиопика, Палеарктика: Oestaranthrax Bezzi.
Палеарктика: Villoestuss Param.
Эфиопика, Ориенталика: Litorrhynchhys Macq.

Как видно из вышеприведенного списка, Палеарктика и Эфиопика имеют много эндемических родов, которые встречаются либо только в Палеарктике и Эфиопике, либо только в Палеарктике и Ориенталике, либо только в Эфиопике и Ориенталике. Первых несколько больше, чем вторых, это может быть истолковано как раз в том смысле, что фауна бомбилиид Палеарктики и Эфиопики близко родственны друг другу. Вряд ли это так в силу следующих соображений: 1) количество таких родов как абсолютно, так и относительно очень невелико, 2) представители этих родов большей частью мелки и невзрачны, поэтому, принимая во внимание сравнительно слабую изученность Ориенталики по сравнению с Эфиопикой, можно считать, что таковые скоро будут найдены. Что это так, можно судить по тому, что несколько мелких статей, вышедших после работы Брунетти, уже изменили наши представления о бомбилиидофауне Ориенталики как раз в том направлении, о котором мы уже говорили.

Итак количественный анализ эндемических родов приводит нас к выводу, что Палеарктика и Эфиопика резко отличны друг от друга. Бецци говорит (стр. 16), что „средиземно-каспийская подобласть", т. е., как раз область, о которой идет речь, „резко диференцирована" от эфиопской. Палеарктика — не бледное отражение Эфиопики, а самостоятельная, равноценная ей единица, стоящая повидимому в одинаковом отдалении как от Ориенталики, так и от Эфиопики.

Перейдем теперь к качественной характеристике эндемических родов бомбилиид обеих интересующих нас областей.

1. Подсемейство Bombyliinae

Род Triplasius (вернее особая группа из рода Bombylius), имеет всего несколько видов и является, можно думать, группой примитивной, более древней, нежели другие группы этого обширного и широко распространенного рода. Водится только в Эфиопике; указание Беккера, что T. bivittatus водится в Северной Африке, как я это в свое время указал, неверно; экземпляр, бывший у Беккера, не Bombylius, а Conophorus.

Род Karakumia, недавно мной описанный, Efflatonnia, а также несколько видов, относимых до сих пор ошибочно к роду Sparnopolius и не нашедших еще точного систематического положения, являются повидимому группами более древними, чем род Bombylius; до сих пор представители их найдены только в Палеарктике.

Род Prorachthes изучен очень слабо благодаря очень малой величине своих представителей. Мои работы показали, что представители его более многочисленны в Палеарктике, чем можно было думать, равным образом они довольно широко распространены в интересующей нас средиземно-туркестанской подобласти. Что же касается Эфиопики, то мы имеем только указание Бецци в примечании, что один вид этого рода найден и на юге Африки.

Род Conophorus представляет собой богатый видами и очень разнообразный род Палеарктики и Неарктики. В Эфиопике повидимому встречается единственный вид, принадлежащий к особой, должно быть более прогрессивной группе (Conophorina Beck=Codionus Rond).

Род Eurycarenus не богат видами и по всей вероятности является угасающим родом, он связывает Эфиопику с Ориенталикой и Неотропикой. На подобную же связь (с Неотропикой) указывает и эфиопский род Adelidea, который близко стоит к неотропическому Platamodes. Сходство это настолько велико, что я в свое время предложил объединить оба эти рода в один. Роды Sisyrophanus и Sosiomyia бедны видами и являются также вероятно угасающими родами.

Итак эндемические роды интересующих нас областей повидимому являются древними, угасающими родами. Единственный богатый видами род — Conophorus—тесно связан с Неарктикой. Род Prorachthes, надо полагать, будет найден и в Ориенталике, особенно в северо-западной пустынной части.

2. Подсемейство Cythereinae

Это подсемейство не богато родами, оно очень хорошо характеризует Палеарктику. Несколько родов в Америке связывают Палеарктику с Неарктикой и Неотропикой, род Callistoma связывает с Ориенталикой и род Oniromyia (единственный в Эфиопике) с Эфиопикой. Палеарктический род Cytherea очень разнообразен и богат видами, он является ядром указанного подсемейства. Род Gyrocras-

pedum, высокоспециализованный, своеобразный род, свойственен только Палеарктике.

3. Подсемейство Mariobezziinae

Единственный род этого подсемейства Mariobezzia беден видами и встречается во всех трех интересующих нас областях.

4. Подсемейство Usiinae

В Эфиопике мы имеем целых шесть эндемических родов этого подсемейства, некоторые из них, например Corsomyza, даже довольно богаты видами. В Палеарктике зато мы имеем богатый видами род Usia с несколькими примыкающими к нему близкими родами. Этот род встречается и в Ориенталике, вовсе отсутствуя в Эфиопике. Род Psiatholasius, вернее Legnotomyia, беден видами, однако количество палеарктических явно превалирует. Возможно это нахождение и в Ориенталике.

5. Подсемейство Cyrtosinae

Представителем этого подсемейства являются крошечные мушки, самые мелкие во всем семействе. В силу этого изучены они довольно слабо. Они найдены во всех областях за исключением Ориенталики, можно думать, что они наверное будут найдены и здесь. Количество видов в Неарктике довольно значительно. Систематика их плохо разработана, можно однако сказать, что род Platypygus, богатый видами, является характерной группой Палеарктики.

6. Подсемейство Heterotropinae

Род Heterotropus, богатый видами, встречается во всех трех областях, однако большинство видов явно тяготеет к Туркестану. В роде Alloxytropus до сих пор известны только 2 вида, оба они водятся в Египте.

7. Подсемейство Phthiriinae

Интересующие нас эндемические роды этого подсемейства не богаты видами. Роды Эфиопики повидимому вовсе не переходят границ Палеарктики. Из палеарктических родов Semiramis и Tamerlania возможно в дальнейшем будут слиты с родом Crocidium. Мало изученное подсемейство.

8. Подсемейство Systropodinae

Основной род этого подсемейства—Systropus—несомненный иммигрант в средиземно-туркестанской подобласти. В Китае и близлежащих странах этот род очень богат видами, в интересующей нас подобласти Палеарктики имеется всего один вид. В Эфиопике и Ориенталике имеется значительное число видов.

9. Подсемейство Toxophorinae

Род Toxophora довольно богат видами в Эфиопике и Палеарктике. В Ориенталике отмечен только один вид. Род распространен во всех областях. Древность его весьма значительна.

10. Подсемейство Cylleniinae

Пять своеобразных эндемических родов, правда бедных видами, очень характерны для Эфиопики. В Палеарктике богат видом род Amictus, не встречающийся в Эфиопике.

11. Подсемейство Lomatiinae

Рассмотренные выше 10 подсемейств образуют особый подотдел Bombyliidae Homoeophthalmae, это же подсемейство, равно как и два следующие, образуют второй подотдел — Bombyliidae Tomophthalmae.

Роды эндемики, небогатые видами, относятся либо исключительно к Палеарктике, либо исключительно к Эфиопике. Род Aphoebantus, очень богатый видами, можно сказать, в Эфиопике не встречается, так как до сих пор известен всего один вид этого рода из Абиссинии, который, надо полагать, является иммигрантом из Палеарктики. Другой богатый видами род — Lomatia — в Ориенталике до сих пор не найден. Он очень богат видами в странах вокруг Средиземного моря, убывая быстро в числе по направлению к востоку. В Эфиопике он менее богат видами, встречается и в австралийской подобласти наряду с родами более примитивными, но богатыми видами (Comptosia etc).

Род Antonia, весьма своеобразный, встречается в Палеарктике и Эфиопике, но весьма возможно будет найден и в Ориенталике.

12. Подсемейство Anthracinae

Это большое подсемейство имеет в Эфиопике и Палеарктике сравнительно небольшое количество родов эндемиков, представленных к тому же одним видом.

13. Подсемейство Exoprosopinae

Это громадное подсемейство не имеет в Эфиопике и Палеарктике много родов-эндемиков. Палеарктический род Villoestrus, описанный мной, близок к Oestranthrax, встречающемуся и в Эфиопике. Род Litorrhynchus является несомненно родом, встречающимся только в Эфиопике и Ориенталике. Роды Synthesia и описанный недавно мной Paranthracina — бедные видами эфиопы-эндемики.

Итак к каким же выводам приводит нас качественный анализ эндемических родов бомбилиид интересующих нас фаун?

Выводы таковы: 1) роды эндемики Эфиопики принадлежат повидимому к угасающим группам (бедны видами), 2) эти роды нередко указывают на связь с Неотропикой и Ориенталикой, 3) роды-эндемики Палеарктики как правило богаты видами и очевидно являются прогрессирующими группами, но в этих случаях очень часто ясна связь с Неарктикой. Все это говорит о различии между Эфиопикой и Палеарктикой, и, если они родственны друг другу, то связь их гораздо более древнего происхождения, чем это предполагает Бартенев.

Следует также отметить, что общность эндемических родов в Палеарктике часто является только кажущейся, ибо нередко она бывает основана на том, что один какой-либо вид данного рода заходит неглубоко в другую область. Равным образом трудно сказать, если налицо имеется род, встречающийся только в Эфиопике и Палеарктике, где он является автохтоном, а где иммигрантом. Во многих случаях мы можем предположить, что таковой иммигрировал не в Палеарктику, а наоборот.

Нам остается еще произвести сравнительный анализ неэндемических родов обеих фаун. И здесь мы видим резкое различие между обеими областями. Даже в пограничной зоне видов, заходящих в другую область, сравнительно мало, что же касается видов, глубоко проникающих в другую область, то их очень немного. Я могу назвать только Bombylius analis Fabr., вид несомненно африканского происхождения, который широко распространен и в средиземно-туркестанской подобласти Палеарктики.

Разберем для полноты картины два крупных рода Hyperalonia и Exoprosopa, широко распространенные по всему земному шару, и ознакомимся с их видовым и групповым сходством в Эфиопике и Палеарктике.

Род Hyperalonia представлен в Эфиопике 15 видами, распадающимися на несколько отличных друг от друга групп. Род этот повидимому древний и примитивный. В Ориенталике этот род также представлен значительным количеством разнообразных видов, причем группы, ими образуемые, значительно отличаются от эфиопских. В Палеарктике род этот представлен в сущности одним видом — H. ferrea Walk., но зато широко распространенным (в Крыму также) и отличным от группы Эфиопики и Ориенталики. Остальные виды (Китай, Япония, Уссури) тесно связаны с индо-малайской фауной. Наконец имеются еще 2—3 несомненных иммигранта на границе с Эфиопикой. Таким образом род Hyperalonia в Палеарктике не имеет автохтонов, встречающихся и в Эфиопике.

Род Exoprosopa, исключительно богатый видами и группами, представлен в Эфиопике минимально 177 видами, в Палеарктике этот род более беден, однако в моей монографии, посвященной этому роду, перечислено 76 достоверных видов этого рода; с того времени описано еще несколько видов. Количество видов этого рода резко падает к северу, — в средней подобласти (по Бартеневу) число их вряд ли превышает 10. Сравнение фаун Эфиопики и Палеарктики говорит и здесь о большом отличии между этими областями. Как правило имеются эндемические группы здесь и там, а те группы, которые встречаются в обеих областях, встречаются и в Ориенталике или Неарктике.

И здесь мы видим резкую обособленность фаун Эфиопики и Палеарктики. Если это так, то эфиопское происхождение южной подобласти Палеарктики должно быть отвергнуто. Нам думается, что Неарктика, а также Азия сыграли гораздо большую роль в образовании фауны Палеарктики, даже в западной ее части, чем это предполагает Бартенев. Вероятней всего фауна Палеарктики лежит корнями не в Эфиопике, а в фауне более древней, которая дала начало современным фаунам Палеарктики, Ориенталики и Эфиопики. Во всяком случае доминирующее влияние (для указанного Бартеневым отрезка времени) мы на основании семейства Bombyliidae в фауне южной подобласти Палеарктики найти не могли. Те же элементы, которые можно было бы счесть эфиопскими, на самом деле являются элементами, относящимися ко времени, когда понятие Эфиопика имело совершенно другой объем и смысл.

Нам могут возразить, что мы не имеем достаточно оснований отвергать схему Бартенева на основании изучения одной только группы животных. Мы вновь напоминаем, что данная группа особенно характерна для интересующей нас подобласти, а посему значение ее гораздо большее, нежели значение многих групп, представители которых и исторически и экономически менее связаны с нашей подобластью.

Наконец имеется целый ряд групп, изучение которых заставляет нас отвергнуть выводы Бартенева. На взглядах Серебровского он сам останавливается и пишет: „П. Серебровский (1928) усиленно подчеркивает сходство орнитофауны Северной Америки с фауной Палеарктики, а не тропической Африки. Но это нисколько не колеблет нашего положения. Птицы — одна из хорошо подвижных и эволюционирующих в последние геологические эпохи групп; понятно, что здесь новые черты фауны могли оттеснить на второй план более древние. Иную картину дают не только рептилии и амфибии, но даже стрекозы (группа древняя, слабо эволюционирующая, но на первый взгляд хорошо подвижная)".

Прежде всего следует отметить, что напрасно Бартенев переоценивает подвижность птиц, — наравне с подвижностью птицы обладают и значительным консерватизмом, а внедрение пришельцев далеко не так легко происходит, как это на первый взгляд кажется. Но это деталь, главное в том, что Бартенев считает, будто бы „новые черты фауны" могут (и очевидно в данном случае это так) оттеснить на второй план более древние. С этим нельзя не согласиться, однако новые виды могут не только оттеснить, но и вовсе вытеснить старые, тогда перед нами встает дилемма: были ли эти предполагаемые старые виды в действительности (и именно такие, какие мы предполагаем) или нет. В данном случае у нас нет материалов, чтобы судить об этом. Другое дело, если бы следы этих древних видов были налицо, но у нас их по крайней мере в разобранной группе нет[1].

Не входя за неимением места и времени в подробную критику основного положения Бартенева на основании рассмотрения других групп, отметим только бегло тот факт, что если бы концепция Бартенева была правильна, то специалисты по другим группам подчеркнули бы родство фауны севера Африки и южной Европы в большей степени, чем это сделано. Если же граница Палеарктики идет не по крайнему югу Европы, а по Африке, то очевидно имеется достаточно солидных данных, чтобы границу эту проводить здесь, а не в другом месте.

На этом мы и позволим себе закончить критическое рассмотрение одного из положений Бартенева, положений, в общем очень интересных и стимулирующих дальнейшее развитие зоогеографии, столь слабо разрабатываемой у нас в направлении синтеза.

ЛИТЕРАТУРА

1. Bezzi M. The Bombyliidae of the Ethiopian Region. London. 1924; Bulletin Soc. R. Entomol. d'Egypte. 1924, pp. 159—242, 1925, pp. 244—273. Le Caïre. 1925—1926. — 2. Brunetti. Fauna of Britich India. Diptera Brachycera. 1920. — 3. Nurse C. G. Journal Bombay Natural History Society. XXVIII, pp. 630—641; 883—888, 1922. Bombay. — 4. Becker, Th. Genera Bombyliidarum. Ежегодник Зоол. муз. Акад. наук. 1912 (1913), стр. 421—502. — 5. Engel, E. B.: Erwin Lindner, Die Fliegen der Paläarktischen Region. Bombyliidae, pp. 1—192 (все, что вышло до настоящего момента). — 6. Парамонов, С. Я. Збірник праць Зоологічного музею. № 11, 1931. Одна из монографий автора, содержащая список предыдущих работ. Киев. Изд. Всеукраинской академии наук. Работа, как и прочие написана по-немецки. — 7. Серебровский П. В. Ежегодник Зоологического музея. XXIX. 1928, стр. 289—392.

---

[1] П. Серебровский пишет: „...в Сев. Африке почти нет среди птиц видов эфиопской фауны" (стр. 361)," ...среди всех вообще третичных наземных моллюсков Паллари не нашел ни одного эфиопского типа" ...(стр. 360), „тот факт, что там почти вся фауна средиземноморская, а не эфиопская, давал, как известно, повод говорить об отделении этого участка от остальной Африки морем (Бургинья)" и т. д.

IST DAS SÜDLICHE UNTERGEBIET DER PALÄARKTIS (NACH BARTENEW) AETHIOPISCHER HERKUNFT?

S. J. Paramonow

(Kiew, Zoolog. Mus. d. Ukrainischen Akad. der Wiss.)

Zusammenfassung

Prof. Bartenew (Zoologitscheski Journal, XII, Heft 1 und 3) teilt die Paläarktis in drei Untergebiete ein. Das südliche Untergebiet, welches nach Bartenew von Nord-Afrika und der Pyräneen-Halbinsel bis Persien reicht, ist nach ihm aethiopischer Herkunft.

Der Verfasser hat eine Dipterenfamilie (Bombyliidae) analysiert und ist zum Schluss gelangt, dass: 1) der südliche Teil der Paläarktis in Wirklichkeit grösser ist, als Prof. Bartenew annimt: er umfasst auch mindestens Turkestan (die Grenze nach Osten ist verschwommen und verlangt noch weitere Untersuchungen); dieses Gebiet ist historisch mit dem Ozean Thethys eng verbunden und stellt jetzt in ökologischer Hinsicht eine ziemlich einheitliche Zone dar: infolgedessen ist auch die Bombyliidenfauna ziemlich einheitlich; 2) Da Paläarktis und Aethiopien viel endemische Bombyliiden-Gattungen besitzen und da die gleichen Arten auch nur sehr selten in beiden Gebieten vorkommen, müssen wir annehmen, das beide zoogeographischen Gebiete selbständig sind und die Entstehung der paläarktischen Fauna schwerlich so stark mit Aethiopien verbunden ist, wie dies Prof. Bartenew annimmt. Der Verfasser meint, dass Asien und Nord-Amerika in der Bildung dieser Fauna die grösste Rolle gespielt haben.

РЕЦЕНЗИИ и РЕФЕРАТЫ

Труды інституту зоології та біології всеукраїнської академії наук, т. I. Збірник дослідів над індивідуальним розвитком тварин, № 7. (Travaux de l'Jnstitut de Zoologie et Biologie de l'Acad. des Sc. d'Ukraine, V. I. Recherches sur l'ontogénie des animaux. N. 7).

Труды Института зоологии и биологии Всеукраинской академии наук, т. I. Сборник исследований над индивидуальным развитием животных, № 7. Стр. 1—248. Киев, 1934. Ц. 7 р. 50 к.

Вышедший в издании Всеукраинской академии наук «Сборник исследований над индивидуальным развитием животных», № 7, является продолжением ряда сборников, в которых, начиная с 1926 г. печатаются на украинском языке (с иностранным, в последнее время также и русским резюме) работы руководимого акад. Шмальгаузеном коллектива сотрудников Всеукраинской академии наук, работающего над вопросами механики развития. Благодаря происходившим за это время преобразованиям в структуре Всеукраинской академии наук название сборника несколько раз менялось, но в нумерациях сохранена последовательность издания (№№ 1—4—«Збірник праць Біологічного інституту ім. Омельченка», Труди Фіз. Мат. Відділу ВУАН; № 5—«Збірник праць Біологічного інституту ім. Хв. Омельченка». Труди Природн. Техн. Відділу ВУАН; № 6—Збірник дослідів над індивідуальним розвитком тварин». Изд. ВУАН.

Реферируемый здесь последний, 7-й, номер сборника содержит следующие статьи:

1. Акад. І. І. Шмальгаузен «Розвиток деяких расових ознак у курей» (Развитие некоторых расовых признаков у кур), стр. 3—42.

2. Г. Шпет «Ріст марокської кобилки та інших Orthoptera» (Рост марокканской кобылки и других Orthoptera), стр. 43—56.

3. М. Драгомиров «Координація частковых процесів в ембріональному розвиткові ока» (Координация частичных процессов в эмбриональном развитии глаза), стр. 57—90.

4. Б. Балінський «Якісні і кількісні зміни кінцівкотвірної потенції на протязі системи бічної дільниці» (Качественные и количественные изменения конечностнообразовательной потенции на протяжении системы боковой области), стр. 91—136.

5. Э. Сингаевська «Швидкість росту при регенерації кінцівки у Siredon pisciformis». (Скорость роста при регенерации конечности у Siredon pisciformis), стр. 137—148.

6. І. І. Назаренко «Про мінливість константи росту в межах окремих порід великої рогатої худоби» (Об изменчивости константы роста в пределах отдельных пород крупного рогатого скота), стр. 149—158.

7. М. Драгомиров «Інтерплантація дорзальної iris в орбіту ока» (Интерплантация дорзальної iris в орбиту глаза), стр. 159—178.

8. Г. Шпет та О. Шапошников «Розвиток статевого диморфізму у Blatta orientalis» (Развитие полового диморфизма у Blatta orientalis), стр. 179—196.

9. В. Брунст і К. Шереметьева «До питання про вплив рентгенівського проміння на регенерацію кінцівок у тритона» (К вопросу о влиянии рентгеновских лучей на регенерацию конечности у тритона), стр. 197—214.

10. К. Шереметьева і В. Брунст «Дослідження впливу рентгенівського проміння на регенерацію хвоста в пуголовків Pelobates fuscus I. Вивчення регенератів хвостів одноразово обпромінених різними дозами рентгенівського проміння» (Исследование влияния рентгеновских лучей на регенерацию хвоста у головастиков Pelobates fuscus. I. Изучение регенератов хвостов однократно облученных различными дозами рентгеновских лучей), стр. 215—242.

11. В. Брунст і К. Шереметьева «Дослідження впливу рентгенівського проміняя на регенерацію хвоста в пуголовків Pelobates fuscus II. Про зигини регенеруючих хвостів, спричинені рентгенівським промінням» (Исследования влияния рентгеновских лучей на регенерацию хвоста у головастиков Pelobates fuscus.

II. Об изгибах регенерирующих хвостов, вызванных рентгеновскими лучами), стр. 243—246.

Сообщаем вкратце содержание перечисленных работ. Акад. И. Шмальгаузен в своей работе ставит задачу феногенетического исследования близких, мутационно возникших форм, исходя из представления, что это не только является способом связать между собой генетику с механикой развития, но что именно таким путем возможно будет подойти к решению вопросов о характере филогенетических изменений в онтогенезе и о значении онтогенеза для филогенеза. Исследовано эмбриональное развитие двух расовых признаков у кур, которые обусловлены каждый изменением одного гена, именно: полидактилия и мохноногость. Эмбриальный анализ дал возможность выявить в действии измененного гена первичное проявление, выражающееся в виде изменения известного морфогенетического процесса (закладка оперения на ногах, редупликация первых двух пальцев при полидактилии) и цепь вторичных проявлений, находящихся в зависимости от данного морфогенетического процесса (недоразвитие последних фаланг четвертого пальца — брахидактилия — изгиб пальца, недоразвития когтя, происходящие благодаря отвлечению скелетогенного материала от зачатка 4-го пальца к одновременно развивающимся зачаткам перьев). Первичное проявление измененного гена отличается значительным постоянством, в то время как вторичные проявления зависят от морфогенетического окружения, в котором протекает первично измененный процесс, а также от незначительных вариаций во времени наступления первичного изменения, благодаря чему вторичные проявления могут быть весьма изменчивы. В конце работы указывается, что изменения, подобные исследованным, могли иметь значение в эволюции класса птиц.

В работе Г. Шпета по росту прямокрылых приводятся результаты исследования прироста от стадии к стадии всего тела и отдельных органов у 8 видов прямокрылых. Для большинства видов имеются линейные промеры ряда избранных частей тела, для Dociostarrus maroccanus кроме того еще и взвешивания отдельных органов и частей тела, что дает особенно точное представление об их приросте. Измерения показывают, что отдельные органы и части тела от стадии к стадии увеличиваются в общем пропорционально и при этом в довольно постоянном отношении. Однако в противоположность взглядам Пшибрама о том, что при каждой линьке происходит одновременное деление всех или почти всех клеток, результатом чего является удвоение веса (и соответственно увеличение линейных размеров на 1,26), автор нашел, что лишь у 3 видов имеется требуемый Пшибрамом коефициент прироста, у остальных же он заметно больше. Автор считает, что эти данные являются опровержением взглядов Пшибрама, мало вероятных и по другим соображениям.

В первой работе Н. Драгомирова — о координации процессов при эмбриональном развитии глаза — приводятся новые данные о регулятивном развитии целого глаза из кусочка пересаженной презумптивной пигментной оболочки. В противоположность предыдущей работе, в которой трансплантат попадал в область передней камеры глаза, благодаря чему не являлось исключенным организующее влияние глаза хозяина на развитие пересаженного фрагмента, на этот раз пересадка производилась в область слухового пузырька. Так как при этих условиях происходило развитие целого глаза из пересаженного фрагмента, причем ни строение ни ориентация его не проявляли какой-либо зависимости от окружающих органов, но определялись повидимому составом и ориентацией трансплантата, то приходится сделать вывод, что регулятивное образование глазного бокала является результатом саморазвития изолированного от своих нормальных связей материала. Анализируя условия проявления регулятивной способности презумптивного пигментного эпителия, автор указывает на значение количества материала для полноты регуляции. В основе координации развития частей глаза из изолированного фрагмента лежит свойственная материалу полярность. Свои выводы автор тесно связывает с теорией «физиологических градиентов» Чайльда.

Б. Балинский в своей работе ставит задачу приблизиться к разъяснению явления индукции добавочных конечностей у тритона путем детального исследования бокового материала, принимающего участие в этом процессе. Пересаживая обонятельный мешок в качестве индуктора, автор убедился, что способность к индукции свойственна всем сегментам боковой области между передними и задними конечностями, но не за пределами этих границ. Процент индукций, вычисленный для каждого сегмента в пределах боковой области, дает весьма закономерную картину изменения интенсивности тенденции к развитию конечности (в общем падающей спереди назад). Переисследован на увеличенном материале вопрос о симметрии индуцированных конечностей, об индукции передних и задних конечностей и об индукции поясов конечностей. В обсуждении результатов работы автор выступает против виталистических (Гурвич, Вейс) и преформистских (Руд) концепций в вопросе об индукции конечности. В свете полученных данных боковая область представляется цельной формообразовательной системой (материальным полем) с опреде-

ленным объемом формообразовательных тенденций, осуществление которых может измениться при введении индуктора.

В работе Е. Сингаевской ставится вопрос о том, являются ли возрастные изменения (падение скорости роста) отдельного органа функцией возраста всего организма в целом или же возраста самого органа (со времени его закладки). Как путь для экспериментального разрешения этого вопроса использована регенерация. Промеры роста регенератов передней конечности у молодых и старых личинок (всего 98 животных) показали, что регенераты у молодых и старых личинок растут приблизительно с одинаковой скоростью, определяемой только лишь временем, прошедшим от закладки регенерата. Это дает возможность сделать вывод, что в известных пределах скорость роста органа не зависит от возраста всего животного, но лишь от возраста данного органа.

Работа И. Назаренко посвящена вопросу о применимости разработанной акад. Шмальгаузеном методики вычисления константы роста для характеристики отдельных пород с.-х. животных. Константы вычислялись по данному акад. И. Шмальгаузеном методу наименьших квадратов, дающему возможность определять и среднюю ошибку константы (см. предыдущий номер этого сборника). Проведено сравнение константы роста двух пород рогатого скота: серого украинского и белоголового колонистского, давших вполне реальные различия как между двумя породами, так и между отдельными совхозами в пределах каждой породы.

Во второй работе Н. Драгомирова—об интерплантации дорзальной iris в глазную орбиту — исследуются метапластические способности ткани радужины диференцированного глаза. Известно, что эта ткань способна дать начало хрусталику глаза, регенерирующему взамен удаленного. Н. Драгомиров ставит вопрос, является ли в данном случае регенерация хрусталика результатом индукции со стороны ретины глаза (как это считает Вакс) или самостоятельным проявлением регулятивных способностей самой радужины, которые могли бы выявиться в достаточно благоприятных условиях и при отсутствии остального глаза. Для этого кусочки iris всаживались в орбиту вылущенного глаза. Метаплазии при этом не наблюдалось, что говорит в пользу правильности гипотезы Вакса.

В работе Г. Шпета и О. Шапошникова исследовано развитие полового диморфизма у черного таракана путем измерения длины и ширины ряда органов у самцов и самок на всех 7 стадиях развития (включая стадию imago). Материал обработан вариационно-статистически и по методу изучения относительного роста акад. И. Шмальгаузена. Измерения показывают, что половой диморфизм у молодых личинок отсутствует (кроме отличий в наружных гениталиях, заметных уже в первой стадии) и развивается лишь постепенно. При этом особо резкое расхождение в признаках происходит в конце онтогенеза, в последней и предпоследней стадии, благодаря стимуляции или торможению роста отдельных органов у одного из полов. Указывается на сходство в развитии вторичных половых признаков у таракана и у ранее исследованного Chortippus, с одной стороны, и у высших позвоночных, с другой.

В трех работах В. Брунста и Е. Шереметьевой описаны некоторые серии экспериментов, являющиеся частью предпринятого авторами систематического изучения влияния рентгеновских лучей на регенерацию. Работы производятся в Отделе экспериментальной медицины и биологии II Украинского рентгено-радиологического института в Кеве. В первых двух работах проведено исследование влияния однократного облучения различными дозами рентгеновских лучей на регенерацию двух различных объектов: регенерацию конечностей у взрослых тритонов (при дозах от 25 до 15 000 r) и регенерацию хвоста у головастиков Pelobates (при дозах от 750 до 7 500 r). Устанавливается низшая граница заметного действия лучей на регенерацию. Увеличение дозы приводит к задержке роста регенератов и наконец к полной приостановке регенерации и к редукции уже заложенных регенератов и частей обрубка. Явления общей стимуляции регенератов ни при каких дозах не обнаружено. Гистологическое исследование регенератов хвоста обнаружило диференциальную чувствительность отдельных тканей к действию лучей. В последней работе проанализировано происхождение загибов, наблюдавшихся на регенератах хвоста, и показано, что направление загиба определяется направлением лучей при облучении и является повидимому результатом неодинаковой задержки роста регенератов на обращенной к источнику излучения и противоположной стороне.

Б. Балинский

Ответственная редакция: **А. М. Быховская, М. Л. Левин и А. Н. Северцов**

Номер принят изд-вом 31.III. 1935. Ред. отд. периодики З. И. Берман
Сдан в производство 21/IV.1935 Техн. редактор Е. Н. Болдырева
Подписан к печати 9.V.1935 22,34 авт. л. Выпускающий В. Курячев
Уполн. Главлита Б—6408. Биомедгиз № 161. 15 3/8 п. л. Форм. 72×105/16, Емк. листа 60 000
Заказ № 398. 15-я тип. ОГИЗ треста «Полиграфкнига», М. Дмитровка, 18. Тир. 2015 экз.